Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

E. v. HOLST
SEEWIESEN/OBB.

H. H. WEBER
HEIDELBERG

43. BAND, 2. HEFT

MIT 61 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 28. MÄRZ 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 35.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 2. Heft

Seite

Jahn, T., Optische Gleichgewichtsregelung und zentrale Kompensation bei Amphibien, insbesondere bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Mit 18 Textabbildungen 119

Stürckow, B., Elektrophysiologische Untersuchungen am Chemorezeptor von *Calliphora erythrocephala* Meigen. Mit 5 Textabbildungen 141

Waterman, T. H., Interaction of polarized light and turbidity in the orientation of *Daphnia* and *Mysidium*. With 10 Figures in the Text 149

Botsch, D., Dressur- und Transpositionsversuche bei Karauschen (*Carassius, teleostei*) nach partieller Exstirpation des Tectum opticum. Mit 28 Textabbildungen 173

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 119—140 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
und dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen

OPTISCHE GLEICHGEWICHTSREGELUNG UND ZENTRALE KOMPENSATION BEI AMPHIBIEN, INSBESONDERE BEI DER ERDKRÖTE (*BUFO BUFO* L.)

Von

THEO JAHN

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. November 1959)

I. Einleitung

Viele Tiere regeln ihre Gleichgewichtshaltung mittels Schwere- und Lichtsinnesorganen, wobei beide nach dem Prinzip der „doppelten Sicherung" zusammenarbeiten. Die optische Komponente der Gleichgewichtsregulierung zeigt sich am besten bei der Lichtrückenorientierung („Lichtrückenreflex") vieler sich frei im Raum bewegender Tiere, z. B. bei dekapoden Krebsen (v. BUDDENBROCK 1914, ALVERDES 1926), Fischen (v. HOLST 1935), Libellen (MITTELSTAEDT 1947). Oft richtet dabei allein das Auge, zumal nach doppelseitiger Entstatung; meist steuern jedoch Schwere- und Lichtsinnesorgane koordiniert. Ihr Zusammenwirken ist insbesondere bei Fischen (v. HOLST 1950, L. SCHOEN 1950, BRAEMER 1957) genau untersucht worden. Diese Arbeiten klärten zugleich auch die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen, sowie die Vorgänge bei der zentralen Kompensation nach einseitiger Entstatung (vgl. auch L. SCHOEN 1950, SCHÖNE 1954 und KOLB 1955). Die Haltungs- und Bewegungsasymmetrien (Drehtendenzen) zur *entstateten* Seite werden durch zentrale Regulationsprozesse wieder ausgeglichen. Analoge Erscheinungen nach einseitiger Blendung sind jedoch bisher verhältnismäßig selten genauer studiert worden. Bei vielen Wirbellosen wie *Argulus* (HERTER 1926) *Triops*, *Branchipus*, *Artemia* (SEIFERT 1930 und 1931), *Acilius*- und *Dytiscus*-Larven (SCHÖNE 1951) ruft einseitige Blendung Drehtendenzen zur *intakten* Seite hervor, die zur vollständigen Rotation um die Längsachse führen können; ebenso schwimmen einseitig geblendete Fische zur sehenden Seite geneigt (LYON 1909, SCHOEN 1951, v. HOLST und SCHOEN 1954). Diese Drehtendenz nimmt innerhalb der folgenden Stunden und Tage, besonders schnell im Dauerlicht von oben, wieder ab, was auf zentrale Kompensation hinweist. Nach GREENE und LAURENS (1923) halten auch Larven von *Amblystoma punctatum* nach einseitiger Augenexstirpation ihren Kopf zur sehenden Seite geneigt. Dasselbe beobachtete BIRUKOW (1937)

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 2. Heft

Seite

JAHN, T., Optische Gleichgewichtsregelung und zentrale Kompensation bei Amphibien, insbesondere bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Mit 18 Textabbildungen 119

STÜRCKOW, B., Elektrophysiologische Untersuchungen am Chemorezeptor von *Calliphora erythrocephala* MEIGEN. Mit 5 Textabbildungen 141

WATERMAN, T. H., Interaction of polarized light and turbidity in the orientation of *Daphnia* and *Mysidium*. With 10 Figures in the Text 149

BOTSCH, D., Dressur- und Transpositionsversuche bei Karauschen (*Carassius, teleostei*) nach partieller Exstirpation des Tectum opticum. Mit 28 Textabbildungen 173

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 119—140 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
und dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen

OPTISCHE GLEICHGEWICHTSREGELUNG UND ZENTRALE KOMPENSATION BEI AMPHIBIEN, INSBESONDERE BEI DER ERDKRÖTE (*BUFO BUFO* L.)

Von

THEO JAHN

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. November 1959)

I. Einleitung

Viele Tiere regeln ihre Gleichgewichtshaltung mittels Schwere- und Lichtsinnesorganen, wobei beide nach dem Prinzip der „doppelten Sicherung" zusammenarbeiten. Die optische Komponente der Gleichgewichtsregulierung zeigt sich am besten bei der Lichtrückenorientierung („Lichtrückenreflex") vieler sich frei im Raum bewegender Tiere, z.B. bei dekapoden Krebsen (v. BUDDENBROCK 1914, ALVERDES 1926), Fischen (v. HOLST 1935), Libellen (MITTELSTAEDT 1947). Oft richtet dabei allein das Auge, zumal nach doppelseitiger Entstatung; meist steuern jedoch Schwere- und Lichtsinnesorgane koordiniert. Ihr Zusammenwirken ist insbesondere bei Fischen (v. HOLST 1950, L. SCHOEN 1950, BRAEMER 1957) genau untersucht worden. Diese Arbeiten klärten zugleich auch die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen, sowie die Vorgänge bei der zentralen Kompensation nach einseitiger Entstatung (vgl. auch L. SCHOEN 1950, SCHÖNE 1954 und KOLB 1955). Die Haltungs- und Bewegungsasymmetrien (Drehtendenzen) zur *entstateten* Seite werden durch zentrale Regulationsprozesse wieder ausgeglichen. Analoge Erscheinungen nach einseitiger Blendung sind jedoch bisher verhältnismäßig selten genauer studiert worden. Bei vielen Wirbellosen wie *Argulus* (HERTER 1926) *Triops*, *Branchipus*, *Artemia* (SEIFERT 1930 und 1931), *Acilius*- und *Dytiscus*-Larven (SCHÖNE 1951) ruft einseitige Blendung Drehtendenzen zur *intakten* Seite hervor, die zur vollständigen Rotation um die Längsachse führen können; ebenso schwimmen einseitig geblendete Fische zur sehenden Seite geneigt (LYON 1909, SCHOEN 1951, v. HOLST und SCHOEN 1954). Diese Drehtendenz nimmt innerhalb der folgenden Stunden und Tage, besonders schnell im Dauerlicht von oben, wieder ab, was auf zentrale Kompensation hinweist. Nach GREENE und LAURENS (1923) halten auch Larven von *Amblystoma punctatum* nach einseitiger Augenexstirpation ihren Kopf zur sehenden Seite geneigt. Dasselbe beobachtete BIRUKOW (1937)

beim Grasfrosch sowie SIMON (1954) bei Küken, denen ein Auge mit einer lichtundurchlässigen Kappe überklebt worden war.

Die vorliegende Arbeit versucht, den *optischen* Anteil der Gleichgewichtsregelung bei Amphibien genauer zu bestimmen, und die Vorgänge bei der zentralen Kompensation zu analysieren. Ihre Verursachung ist noch keineswegs geklärt; sie könnte ebensogut vom afferenten Erregungszustrom wie von innenbedingten, reizunabhängigen Leistungen des Zentralnervensystems oder von beiden abhängen. Einseitig entstatete Fische kompensierten nach SCHOEN (1950) im verstärkten Schwerefeld rascher als im normalen; ebenso wie in KOLBs (1955) Befunden an Amphibien scheinen hier afferente („aufladende") Erregungen vom erhalten gebliebenen Rezeptor die Kompensationsleistung zu beeinflussen. Die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bietet nun den Vorteil leichter Quantitierbarkeit des organadäquaten Lichtreizes; der Verlauf der zentralen Kompensation nach einseitiger Blendung in verschiedenen Lichtbedingungen ließ daher eine bessere Bestimmung ihrer innen- und außenbedingten Anteile erwarten.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. BIRUKOW danke ich für die Überlassung des Themas und stete Förderung, Herrn Prof. Dr. O. KOEHLER und Herrn Prof. Dr. H. LÜDTKE für ihre Anteilnahme.

II. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten erwachsene ♂♂ und ♀♀ vom Feuersalamander (*Salamandra salamandra* L.) und verschiedene Anuren: der Wasserfrosch (*Rana esculenta* L.), der Grasfrosch (*Rana temporaria* L.), die Bergunke (*Bombina variegata* L.) und insbesondere die Erdkröte (*Bufo bufo* L.), von der ich auch gelegentlich sehr junge (diesjährige) und halbwüchsige Tiere verwendete. Sämtliche Tiere stammten aus der Umgebung von Freiburg; ich hielt sie zu etwa 10 Stück zusammen in Zimmerterrarien. Jedes Tier war individuell gekennzeichnet.

Ich blendete stets einseitig entweder durch Opticusschnitt vom Gaumen her oder durch Aufnähen einer schwarz lackierten Kappe aus Leukoplast, die so geformt war, daß das Auge sich darunter ungehindert bewegen konnte. Bei der Entstatung entfernte ich vom Mundhöhlendach aus das gesamte häutige Ohrlabyrinth. Schräglagen des Kopfes über 7° gegen die Waagerechte maß ich nach der von KOLB (1955) beschriebenen Methode; das Versuchstier bewegte sich dabei frei auf einem mit der Wasserwaage justierten, waagerechten Tischchen von 32 cm Durchmesser. Es war von oben mit etwa 400 lx diffus beleuchtet und stand in Augenhöhe des Versuchsleiters, diesem von allen Seiten zugänglich. Zum Messen der Winkelwerte unter 7° diente eine Serie von Meßwinkeln aus Plexiglas mit je 1° Winkelunterschied; bei der Messung stellte ich den Winkel senkrecht zur Körperlängsachse des Tieres auf das horizontale Tischchen und suchte denjenigen aus, dessen freier Schenkel sich mit der Mundspalte des Tieres beim Anvisieren zur Deckung bringen ließ. Die Meßgenauigkeit betrug 1°. Die Schräglage maß ich stets, wenn das Tier nach einigen Schritten zur Ruhe gekommen war und in normaler Haltung saß. Träge Tiere stieß ich leicht an, um sie zum Laufen zu veranlassen, doch mußten starke taktile Reize dabei vermieden werden, da sie auch bei intakten Tieren Haltungsänderungen hervorriefen. Bei Dunkeltieren maß ich den

Neigungswinkel des Kopfes im Lichte einer sehr schwachen, roten Kohlenfadenlampe, die über dem Versuchstisch hing und nach unten mit einer dicken Pappscheibe abgeschirmt war; während der Messung lenkte ich das Rotlicht mittels eines Handspiegels auf den Kopf des Tieres; die Helligkeit reichte zum Ablesen gerade aus.

Vor Versuchsbeginn prüfte ich stets die Normallage des Kopfes und kontrollierte in der optomotorischen Trommel die Sehtüchtigkeit jedes der beiden Augen; Tiere, deren Kopf nicht innerhalb der Meßgenauigkeit waagerecht stand, wurden ausgeschieden. Den Erfolg der einseitigen Blendung prüfte ich ebenfalls in der optomotorischen Trommel; das Auge der Erdkröte steuert voll einsinnig, daher unterbleibt die optomotorische Reaktion, wenn die Streifen der Trommel in Richtung vom geblendeten zum sehenden Auge wandern.

III. Befunde

1. Schräglagen und Kompensationsverlauf nach einseitiger Blendung durch Opticusschnitt

a) *Rana temporaria* L. Nach einseitigem Blenden halten Grasfrösche, ebenso wie andere von mir untersuchte Amphibien, den Kopf um die Längsachse zur *sehenden Seite* schräg, während Beine und Rumpf normal bleiben. Die Schräglage ist sofort nach dem Erwachen sichtbar, jedoch nicht bei allen Tieren in voller Stärke. Um Nachwirkungen der Narkose auszuschalten und vergleichbare Ausgangswerte zu bekommen, ließ ich die operierten Tiere durchweg im Dunkeln erwachen, brachte sie erst nach 12 Std ins Helle und begann dann mit der ersten Messung.

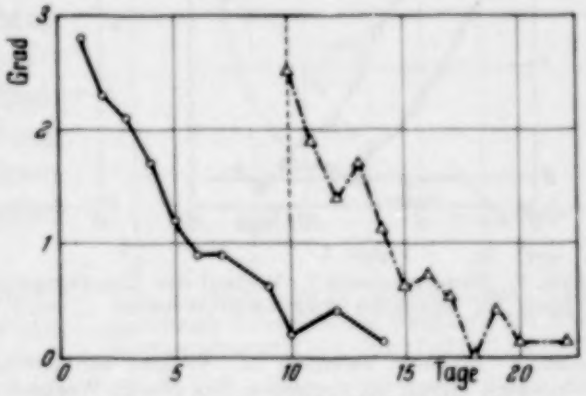


Abb. 1. *Rana temporaria* L. Verlauf der Kompensation bei einseitig durch Opticusschnitt geblendeten Tieren im normalen Tag-Nacht-Wechsel (○—○) und ebenso nach 10-tägigem Dunkelaufenthalt (△—·—△). Ordinate: Mittlere Winkel der Kopfschräglage zur sehenden Seite aus je 10 Messungen pro Tier und Tag. Abszisse: Tage nach der Operation

In Abb. 1 stellt jeder Punkt der Kurve den Mittelwert aus je 10 Messungen der Kopfschräglage bei je 9 (bzw. 5) Grasfröschen dar. Der Ausgangswinkel von 2,8° schwankte bei den einzelnen Tieren nur sehr wenig; nach 10 Tagen hielten alle Tiere ihren Kopf wieder gerade. Scheinoperierte Tiere, denen ich die Gaumenhaut aufgeschnitten, den Augennerv freigelegt und anschließend die Wunde wieder vernäht hatte, ohne den Sehnerv zu verletzen, saßen normal. Fünf Grasfrösche, die ich erstmalig 10 Tage nach der Operation ins Helle brachte, saßen jedoch nahezu ebenso schräg wie am Operationstage, während bei Vergleichstieren im normalen Hell-Dunkel-Wechsel die Schräglage während dieser Zeit bereits weitgehend abgeklungen war. Diese Dunkeltiere begannen

nach dem Verbringen in normale Lichtbedingungen ebenfalls zu kompensieren und erreichten nach etwa 10 Tagen, d.h. um die Zeit des Dunkelaufenthaltes verzögert, die Normallage. Die Haltungsasymmetrie der operierten Tiere und die nachfolgende Kompensation ist diesen Versuchen zufolge zumindest vorwiegend lichtbedingt.

b) *Rana esculenta* L. Sechs einseitig geblendete Wasserfrösche kompensierten ähnlich wie die Grasfrösche (Abb. 2). Ihre durchschnittliche Anfangsschräglage ist etwas kleiner und zudem brauchen sie bis zum Erreichen der Normallage nur etwa eine Woche. Vergleicht man den

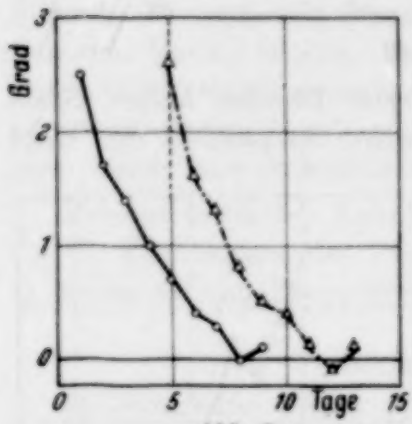


Abb. 2

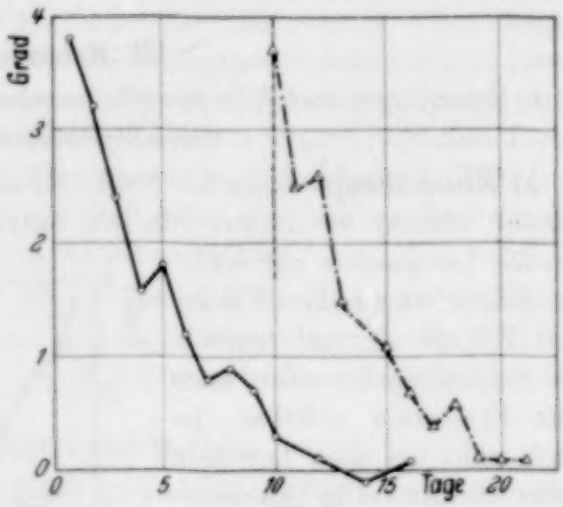


Abb. 3

Abb. 2. *Rana esculenta* L. Verlauf der Kompensation bei einseitig chirurgisch geblendeten Tieren im normalen Tag-Nacht-Wechsel (○—○) und nach 5tägigem Dunkelaufenthalt (△—·—△)

Abb. 3. *Bombina variegata* L. Verlauf der Kompensation bei einseitig chirurgisch geblendeten Tieren im normalen Tag-Nacht-Wechsel (○—○) und nach 10tägigem Dunkelaufenthalt (△—·—△)

Kompensationsverlauf nach einseitiger Entstatung (KOLB 1955) und einseitiger Blendung bei Wasser- und Grasfröschen, so zeigt sich, daß die Wirkungen der beiden Eingriffe im umgekehrten Verhältnis zueinander stehen; nach Verlust eines Labyrinthes nehmen Wasserfrösche eine stärkere Ausgangsschräglage als die Grasfrösche ein und kompensieren sehr viel langsamer als jene. Umgekehrt wirkt einseitige Blendung beim Grasfrosch relativ stärker.

In den ersten 5 Tagen nach der Operation nahm auch bei 5 Wasserfröschen im Dunkeln die Schräglage nicht ab, ebenso unterschied sich die anschließende Kompensation im normalen Tag-Nacht-Wechsel nicht von der der Vergleichstiere.

c) *Bombina variegata* L. Die gelbbäuchige Unke übertrifft mit ihrer Ausgangsschräglage von 3,8° um ein Drittel die der Frösche (Abb. 3). Jedoch streuen hier die Werte zwischen 2° und 5°. Die Kompensations-

dauer betrug bei 8 Bergunken etwa 10 Tage. Zur Kontrolle blieben wieder 5 Tiere solange im Dunkeln, bis die Vergleichstiere nahezu auskompensiert waren. Die Dunkeltiere kompensierten, in normale Lichtbedingungen gebracht, ebensorasch wie die Normaltiere.

d) *Bufo bufo* L. Auch bei der Erdkröte nimmt die Schräghaltung des Kopfes im wesentlichen wie bei der Bergunke und beim Grasfrosch ab (Abb. 4). Die Ausgangsschräglage ist mit durchschnittlich 4,6° stärker als dort. Die Kompensation verläuft bis zum 7. Tage sehr rasch; bis zu diesem Zeitpunkt wird mit 0,7° nahezu die Normallage erreicht, in der nächsten Woche nimmt die Schräglage nur noch sehr langsam ab. Hier ließ sich auch auf direktem Wege zeigen, daß die Lichtreizung des intakten Auges die Schräglage bestimmt: Tiere, die bei normalem Versuchslicht den Kopf schräg hielten, nahmen im schwachen Rotlicht nahezu die Normalhaltung ein; bei erneuter Belichtung trat die Drehtendenz zur intakten Seite sofort wieder in voller Stärke auf.

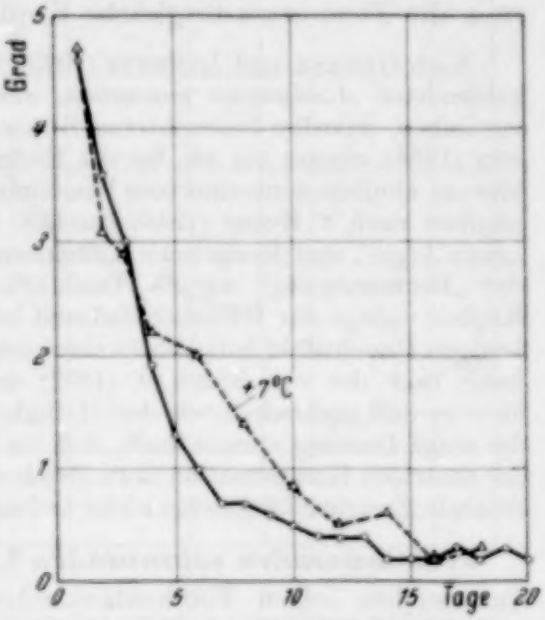


Abb. 4. *Bufo bufo* L. Kompensation nach einseitiger chirurgischer Blendung bei Zimmertemperatur (○—○) und bei 7 °C (△···△)

Dasselbe beobachtete auch SCHOEN (1951) an Fischen. Bei Lichteinfall von oben schwammen sie $6^1/_2$ Stunden nach der Operation um etwa 40° zum Lichtlot geneigt, richteten sich aber bei sehr schwachem Licht wieder vollkommen auf. Schwarze *Tetra* neigten sich nach v. HOLST (1954) einen Tag nach einseitiger Blendung bei Oberlicht um etwa 5° zur intakten Seite, standen jedoch bei schwachem Vorderlicht um etwa 7° zur blinden Seite schräg, nach wenigen Minuten im Dunkeln aber senkrecht.

Frösche und Bergunken konnte ich leider nicht bei schwachem Rotlicht prüfen, da sie während der Versuche viel unruhiger als die Erdkröte waren. Ich mußte sie unter eine große Glasschüssel setzen; dort schmiegten sie sich aber oft an den Schalenrand an, so daß ich ihre Schräglage nicht genau messen konnte, zumal taktile Reize ohnehin die Kopfhaltung beeinflußten. Für alle weiteren Untersuchungen war die Erdkröte am besten geeignet, da sie leicht zähmbar und langsam ist; außerdem sind ihre Ausgangsschräglagen verhältnismäßig groß.

Ließ ich Erdkröten a) in normaler Umgebung im Dauerlicht, b) ebenso im normalen Tag-Nacht-Wechsel, c) in besonders konturenreichen Terrarien und d) einzeln in einem optisch völlig homogenen Umfeld kompensieren, so ergaben sich keine Unterschiede im Verlauf und in der Dauer der Kompensation. Alle diese Tiere, insgesamt 33, sind in

der Kompensationskurve Abb. 4 zusammengefaßt. Temperaturen zwischen +28° C (nach STRÜBING 1954 die Vorzugstemperatur der Erdkröte) und +10° C hatten ebenfalls keinen Einfluß. Jedoch kompensierten 10 Tiere bei +7° C nur in den ersten 4 Tagen normal, danach verzögerte sich die Kompensation, und sie erreichten die Normallage einige Tage später als die Vergleichstiere (Abb. 4).

Der Winkel des Lichteinfalls scheint die Schräglage der Erdkröte und anderer Amphibien nicht zu beeinflussen. Beim Schwimmen nehmen die Tiere etwa die gleiche Kopfhaltung ein wie auf dem Trockenen.

Nach GREENE und LAURENS (1923) verstärkt sich die Kopfneigung einseitig geblendeter *Amblystoma punctatum*, wenn die Tiere ein Beuteobjekt zu ifxieren versuchen, dasselbe beobachteten BIRUKOW (1937) beim Grasfrosch und SCHNEIDER (1954), ebenso wie ich, bei der Erdkröte. Man könnte annehmen, daß es sich hier um ähnliche zentralnervöse Umstimmungsvorgänge wie beim hungrigen *Pterophyllum* nach v. HOLST (1948) handelt; beim Anblick des Futters wird das Tier „ganz Auge", und die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung ist während der „Beuteerregung" stärker. Doch scheint nach SCHNEIDER (1954) die stärkere Kopfschräglage der Erdkröte dadurch bedingt zu sein, daß sie die Beute im einäugigen Gesichtsfeld lediglich in eine günstige Fixierlage bringen will. SCHNEIDER hatte nach der von BIRUKOW (1937) angewandten Methode (Staroperation) geblendet und wahrscheinlich das Helligkeitssehen nicht völlig ausgeschaltet. Für die obige Deutung spricht auch, daß die Schräghaltung beim Fixieren im Verlauf der zentralen Kompensation etwa gleich stark bleibt; sie kann also nicht durch das zentrale Erregungsungleichgewicht bedingt sein.

e) ***Salamandra salamandra* L.** Als einzige Vertreter der Urodelen untersuchte ich 6 Feuersalamander. Nach der einseitigen Blendung wichen sie nur sehr wenig von der Normallage ab und erreichten diese bereits nach 5 Tagen wieder (Abb. 5). Bei Larven von *Amblystoma punctatum* scheint nach GREENE und LAURENS (1923) die Blendung wirksamer zu sein.

2. Kompensationsverlauf einseitig kappengeblendeter Erdkröten

Neun Tieren, denen ich das eine Auge nur mit der schwarzen Kappe bedeckte, hielten ebenfalls ihren Kopf zur sehenden Seite schief (Abb. 6). Sie erreichten jedoch im Mittel mit 3,8° nicht ganz die Ausgangsschräglage der durch Opticusschnitt geblendeten Kröten; offenbar vermindert in diesem Falle die Dauererregung der intakten Retina das zentrale Erregungsungleichgewicht. Nach v. HOLST (1954) verhalten sich Schwarze *Tetras* einen Tag nach der Operation bei Oberlicht in beiden Blendungsweisen sehr verschieden: Nach chirurgischer Blendung schwimmen sie um 5° geneigt, nach Kappenblendung aber nahezu aufrecht. Nach LYON (1909) aber schwammen Barsche, denen er die Cornea mit einer Mischung aus Vaseline und Lampenschwarz bemalte, ebenso schräg zur intakten Seite wie die chirurgisch geblendeten.

Kappengeblendete Erdkröten vermindern ihre Schräglage in *10* Tagen fast bis zur Normallage. Nahm ich aber die Kappe am *13.* Tag nach dem Aufnähen wieder ab, so hielten die Tiere sofort den Kopf zur vorher blinden Seite schräg. Dieser Befund beweist, daß die einäugige Kröte die Drehtendenz tatsächlich *zentral* kompensiert hatte; nach dem Abnehmen der Kappe bewirkt aber die optische Afferenz aus dem zuvor geblendeten Auge ein erneutes zentrales Erregungsungleichgewicht, da sie sich zur kompensatorisch aufgebauten Erregung der Gegenseite addiert. Diese Umkehr der Schräglage läßt sich im Prinzip ebenso deuten, wie der Effekt der Zweitentstatung bei einem inzwischen kompensierten,

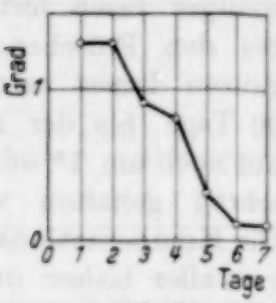


Abb. 5

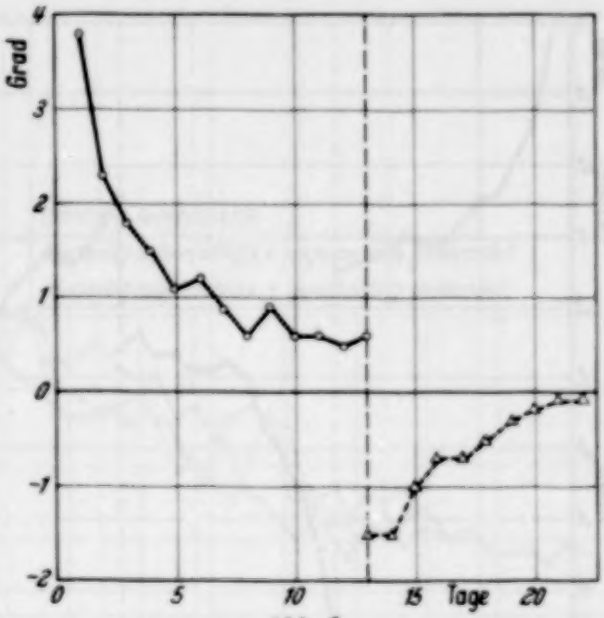


Abb. 6

Abb. 5. *Salamandra salamandra* L. Kompensation bei einseitig chirurgisch geblendeten Tieren

Abb. 6. Kompensation während einseitiger Kappenblendung (○—○) und nach Entfernen der Kappe (△···△)

einseitig labyrinthlosen Tier (vgl. Schoen 1950, Kolb 1955 u.a.). Ebenso wie dort wird auch hier die neue Schräglage abermals kompensiert (Abb. 6). Weiteren 10 Tieren nähte ich *links* eine Kappe auf, nahm ihnen diese nach 13 Tagen unter Vollnarkose ab und befestigte sie sofort anschließend auf dem *rechten* Auge. Die Tiere erwachten im Dunkeln und blieben dort während 10 Std; danach maß ich ihre Schräglage. Wie Abb. 7 belegt, saßen jetzt alle Tiere zur nunmehr sehenden, linken Seite geneigt; die mittlere Schräglage war jedoch bei der ersten Messung um rund $^1/_4$ höher als die maximale bei der Kappenblendung. Durch Kappenblendung des zuvor funktionstüchtigen Auges *nach* vollendeter Kompensation wird also das zentrale Erregungsungleichgewicht, wie erwartet, noch verstärkt. Die darauffolgende zweite Kompensation verläuft wie die erste; wird die Kappe danach wieder entfernt, so tritt erwartungsgemäß abermals eine Drehtendenz zur Gegenseite auf, die die Tiere erneut kompensieren (Abb. 7).

3. Kompensationsverlauf nach Verlust eines Labyrinthes

Den Kompensationsverlauf nach einseitiger Entstatung untersuchte bei Gras- und Wasserfröschen KOLB (1955). Die Drehtendenz einseitig labyrinthloser Frösche ist rund 10mal größer als die nach einseitiger Blendung; die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung spielt also hier nur eine untergeordnete Rolle. Zwölf einseitig labyrinthlose Erdkröten zeigten die bekannten Haltungs- und Bewegungsanomalien, die aber individuell sehr unterschiedlich waren. Die mittlere Ausgangsschräglage betrug 14,7° (Abb. 8), die kleinste 10°, die größte 22°. In den ersten Tagen schreitet die Kompensation weniger rasch fort als bei den Fröschen; im ganzen dauert es etwa 90 Tage, bis der Kopf nur noch um 1° oder 2° schräg gehalten wird. Die Kompensationskurven aller bisher untersuchten Amphibien zeigen, ebenso wie nach SCHOEN (1950) bei Fischen, artspezifische Unterschiede.

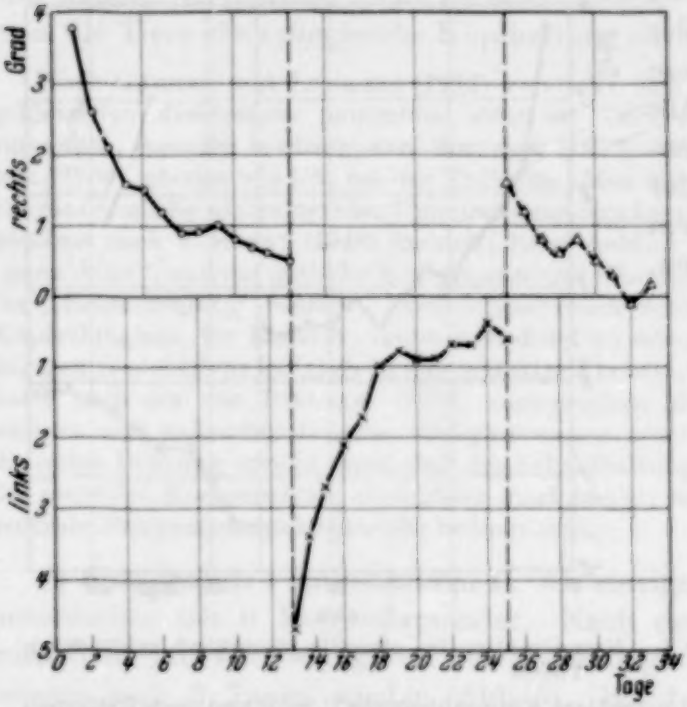


Abb. 7. Verlauf der Kompensation nach Kappenblendung links (○—○) und anschließend rechts (×—×) sowie nach Entfernen der Kappe (△···△)

4. Kompensationsverlauf einseitig entstateter und gleich- oder gegenseitig geblendeter Erdkröten

Um das Zusammenwirken und das Kräfteverhältnis der optischen und labyrinthären Afferenzen näher kennenzulernen, entstatete ich 7 Tiere und blendete sie gleichzeitig auf der Gegenseite, 8 weitere Tiere entstatete und blendete ich auf der gleichen Seite. Wirken beide Afferenzen einfach additiv, so müßte bei gleichseitiger Blendung eine Verminderung, bei gegenseitiger aber eine Verstärkung der Schräglage zu beobachten sein, wie dies GREENE und LAURENS (1923) für *Amblystoma* beschreiben. Diese erwarteten Reaktionen waren hier aber nicht zu beobachten; die Ausgangsschräglagen lagen durchweg innerhalb der Streubreite nur einseitig entstateter Tiere. Während Grasfrösche nach KOLB (1955) bei gegenseitiger Blendung und Entstatung merklich langsamer kompensieren, ließ sich bei der Erdkröte ein solcher Einfluß nicht

feststellen, ganz gleich, ob das Auge der labyrinthlosen oder der Gegenseite intakt blieb (Abb. 8). Offenbar unterdrückt die stärkere labyrinthäre Drehtendenz die weit schwächere optische vollkommen. Daher wiederholte ich den Versuch im Stadium bereits fortgeschrittener labyrinthärer Kompensation: 9 von 17 Kröten, die nach einseitiger Entstatung ihre Schräglage auf 6° bis 10° kompensiert hatten, setzte ich die Augenkappe auf die Gegenseite und den 8 übrigen auf die gleiche

Abb. 8. Kompensation bei einseitig labyrinthlosen (○—○), zusätzlich gegenseitig (×—·—×) und gleichseitig (●····●) geblendeten Tieren

Seite auf. Alle *gegenseitig* Kappengeblendeten hielten den Kopf, sobald sie aus dem Dunkeln kamen, um durchschnittlich 6° schräger als zuvor; beide Drehtendenzen addierten sich also jetzt. Dabei wurde das zentrale Ungleichgewicht durch die zusätzliche Blendung sogar stärker gestört, als es zufolge den Befunden an normalen Tieren zu erwarten war; dort verursacht die einseitige Blendung eine Schräglage von im Mittel 4,6°. Ein Tier, das seine *labyrinthäre* Drehtendenz schon fast kompensiert hatte, ist also für zusätzliche *optische* Drehtendenzen weit empfindlicher; die kompensatorisch aufgebaute Gegenerregung stabilisiert die „zentrale Gleichgewichtslage" nicht so gut, wie der „Tropotonus" der beiden intakten Labyrinthe beim Normaltier. Auch gleichseitiges Blenden war wirksam; die Schräglage *verminderte* sich jetzt etwa um den gleichen Betrag. Die Kappen beließ ich 12 Tage auf den Augen und verfolgte in dieser Zeit, wie der Ausfall des einen Auges den weiteren Verlauf der Kompensation beeinflußte. Dabei maß ich die Schräglagen jeweils im Hellen und im schwachen Rotlicht (vgl. oben S. 123), verglich die beiden

Werte miteinander und bestimmte so den optischen Anteil an der Gesamtdrehtendenz. Abb. 9 zeigt die Kompensation der zusätzlichen optischen Drehtendenz vom Tage der Kappenblendung an; der Einfluß optischer Afferenzen nimmt langsam ab. Nach dem Entfernen der

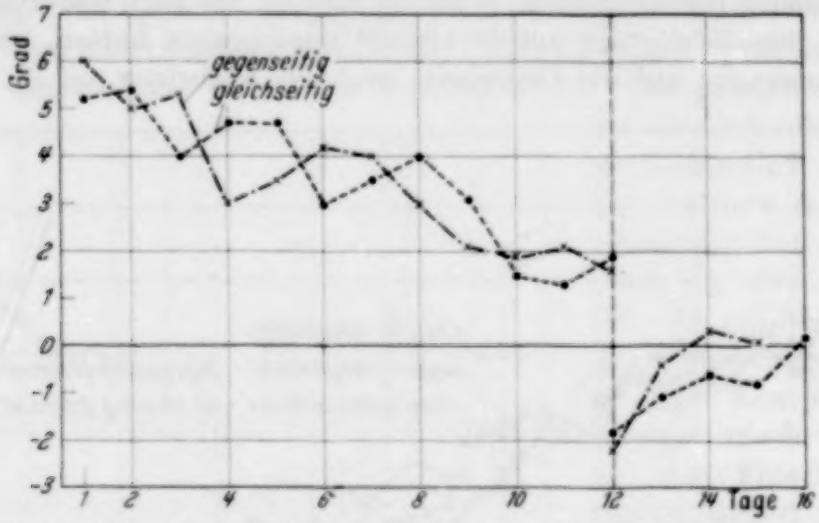


Abb. 9. Kompensation der zusätzlichen optischen Drehtendenz einseitig entstateter und gleich- (●···●) bzw. gegenseitig (×— · —×) kappengeblendeter Tiere. Ordinate: Differenz zwischen Schräglagewerten im Licht und im schwachen Rotlicht. Abszisse: Tage nach Kappenblendung

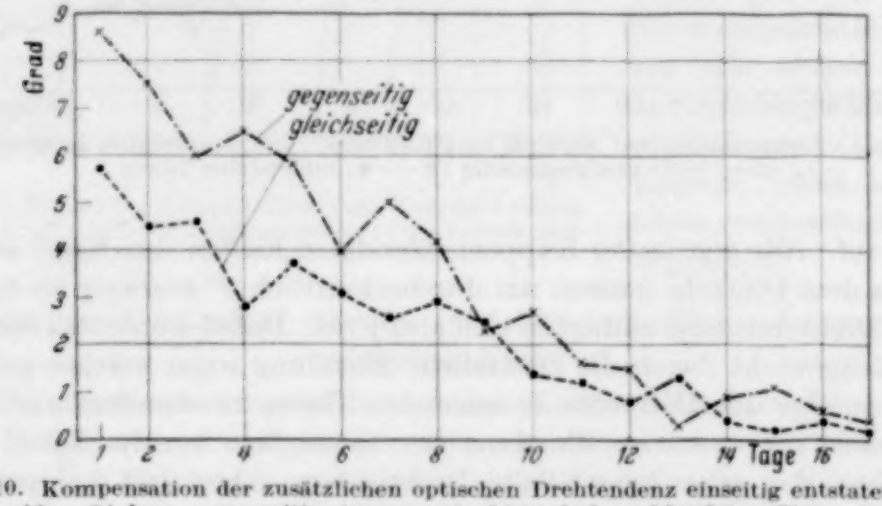


Abb. 10. Kompensation der zusätzlichen optischen Drehtendenz einseitig entstateter und gleich- (●···●) bzw. gegenseitig (×— · —×) chirurgisch geblendeter Tiere. Ordinate: Differenz zwischen Schräglagewerten im Hellen und im schwachen Rotlicht. Abszisse: Tage nach der Operation

Kappe resultiert auch hier eine Drehtendenz zur Gegenseite, die jedoch innerhalb von 3 Tagen abklingt. Die Schräglagen im Rotlicht wichen bei diesen Tieren kaum von denen normal sehender Tiere im entsprechenden labyrinthären Kompensationsstadium ab.

Abb. 10 stellt dasselbe für je acht weitere Versuchstiere nach gleich- bzw. gegenseitiger chirurgischer Blendung durch Opticusschnitt dar.

Das Ergebnis ist dasselbe wie nach Kappenblendung, allerdings erreicht hier die Ausgangsschräglage nach gegenseitiger Blendung den ungewöhnlich hohen Wert von 8,6°.

Die zuvor kappengeblendeten Tiere (vgl. Abb. 9) blendete ich endlich, sobald sie nahezu vollständig kompensiert waren, erneut auf derselben Seite durch Opticusschnitt. Vor allem die gegenseitige Blendung erzeugte jetzt eine starke Schräglage (zum intakten Auge hin); die gleichseitige blieb aber fast wirkungslos (Tabelle 1), allerdings streuten die Werte sehr stark.

Tabelle 1. *Mittlere Schräglagen von einseitig entstateten, zum Teil bereits auskompensierten Tieren vor und nach zusätzlicher gleich- oder gegenseitiger Blendung durch Kappen oder Opticusschnitt*

Tier Nr.	Nach Entstatung kompensiert auf	Kappen-geblendet	Δ	Nach Entstatung kompensiert auf	Opticusschnitt	Δ
		gegenseitig			gegenseitig	
K_{10}	10,3	17,9	7,6	2,2	6,7	4,5
K_{12}	6,1	13,4	7,3	1,1	15,0	13,9
K_{42}	7,8	12,3	4,5	1,5	14,3	12,8
K_{43}	8,3	13,1	4,8	0,7	9,3	8,6
K_{44}	8,1	14,7	6,6	1,8	10,5	8,7
K_{45}	6,5	12,7	6,2	0,3	8,4	8,1
K_{49}	7,4	13,0	5,6	1,4	12,6	11,2
		gleichseitig			gleichseitig	
K_{11}	9,7	2,1	7,6	1,6	−1,2	2,8
K_{13}	8,6	4,3	4,3	2,1	0,5	1,6
K_{14}	8,8	3,0	5,8	1,3	1,1	0,2
K_{15}	7,2	−1,1	8,3	0,9	−0,8	1,7
K_{46}	8,1	−0,8	8,9	2,3	−2,2	4,5
K_{41}	8,4	4,7	3,7	1,7	0,8	0,9
K_{47}	9,2	6,4	2,8	2,0	−0,6	2,6

Demnach ist die etwa 80 Tage nach dem Labyrinthverlust zentral aufgebaute, kompensatorische Gegenerregung noch verhältnismäßig schwach und labil, obwohl sich das Tier schon nahezu normal hält. Da die retinalen Afferenzen (Dreherregungen) offenbar auf gekreuzten Bahnen den beiden Hälften des „Lagezentrums" (v. Holt 1950) zufließen, die labyrinthären aber auf ungekreuzten, trifft die Blendung auf der Gegenseite gerade jene Hälfte des Lagezentrums, die den Aufbau der kompensatorischen Erregung nach dem Labyrinthverlust leisten mußte. So erscheint es verständlich, warum beim nahezu kompensierten Tier *gegen*seitige Blendung wirksamer als *gleich*seitige ist; im ersten Fall addieren sich die labyrinthären und optischen Drehtendenzen, im zweiten subtrahieren sie sich; beim normalen Tier aber „stabilisiert", wie schon oben S. 127 erörtert, der labyrinthäre Tropotonus weitgehend die zentrale Gleichgewichtslage.

5. Kompensation einäugiger Tiere bei verschiedener Belichtungsdauer

Da Dauerlicht den Kompensationsverlauf keineswegs beschleunigt (vgl. S. 123), während im Dunkeln (vgl. S. 121) jede Kompensation anscheinend unterbleibt, lag es nahe zu fragen, wie lange das Licht einwirken muß, um eine normale Kompensationsdauer zu gewährleisten. Überraschenderweise genügte hierfür bei 9 Tieren bereits eine halbe Stunde Licht je 24 Std (Abb. 11). Gab ich täglich 15 min Licht, so kompensierten die Tiere in den ersten Tagen nach der Operation ebenso

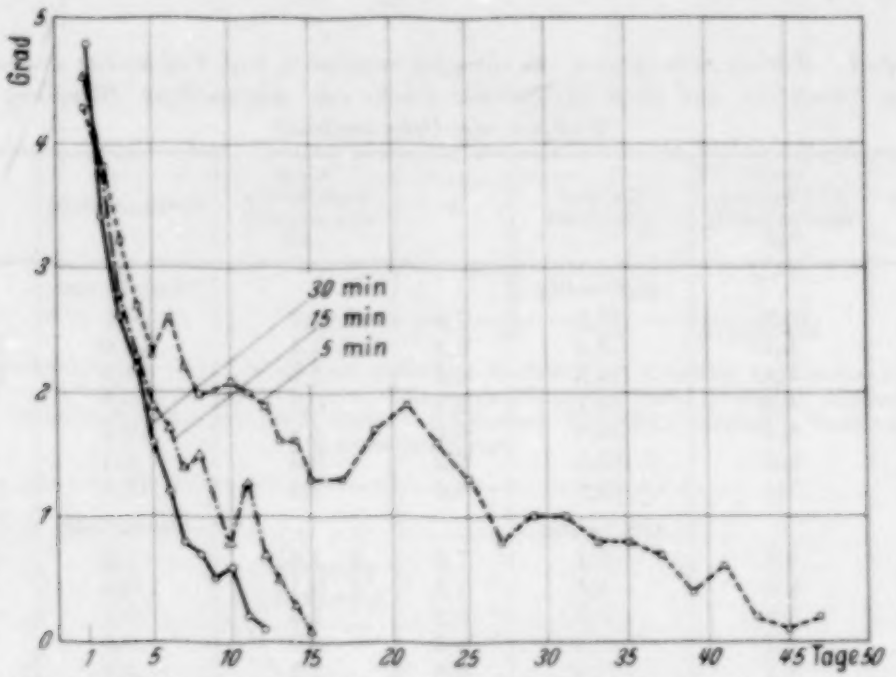


Abb. 11. Kompensation nach einseitiger Blendung bei 30 min (○—○), 15 min (△— · —△) und 5 min (□····□) täglicher Belichtung

schnell, vom 5. Tage ab jedoch etwas langsamer und erreichten die Normallage erst am 14. Tage nach der Operation anstatt nach 10 Tagen bei halbstündiger täglicher Belichtung. Selbst wenn ich täglich nur 5 min Licht gab, verlief die Kompensation in den ersten 4 Tagen nur wenig langsamer als sonst, danach zeigte sich aber ein erheblicher Unterschied: Die Kompensation verzögerte sich merklich, es traten Schwankungen der Schräglage auf, und erst nach 42 Tagen hatten die Tiere nahezu vollständig kompensiert. Weitere 10 bzw. 6 Tiere belichtete ich täglich nur 1 min bzw. $^1/_2$ min. Beide Gruppen verringerten in den ersten Tagen demnach die maximale Ausgangsschräglage um rund $^1/_3$, es dauerte aber über 50 Tage, bis sie sich normal hielten (Abb. 12). Der unregelmäßige Kurvenverlauf ist vor allem auf die wesentlich geringere Anzahl der Meßwerte zurückzuführen; während der kurzen Belichtungszeiten konnte ich oft nur zwei (statt wie üblich zehn) Messungen

vornehmen. Dieser Umstand verbot auch, die Belichtungszeit noch weiter zu verkürzen.

In welcher Weise das Licht bei diesen überraschend kurzen Hellzeiten den zentralnervösen Kompensationsmechanismus auslöst und in Gang hält, läßt sich vorerst nur vermuten: Man könnte z. B. daran denken, daß Kurzbelichtungen vielleicht neurosekretorische Vorgänge von längerer Abklingdauer auslösen oder irgendeinen anderen, endogenen „Aufladungsmechanismus" in Tätigkeit setzen. Jedenfalls schien

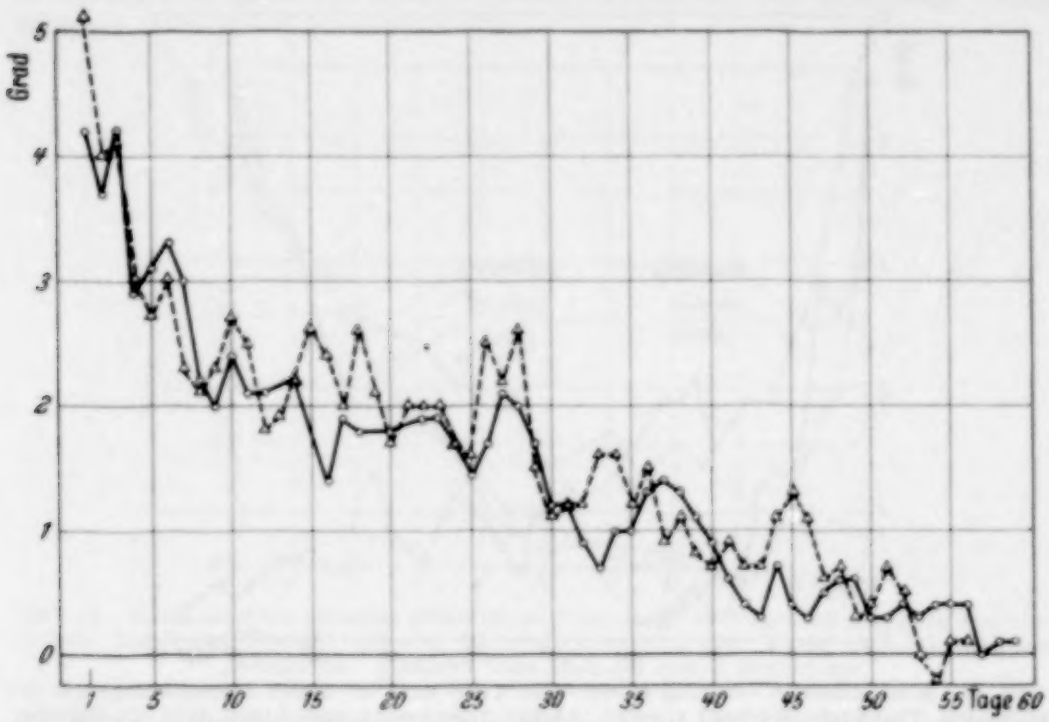


Abb. 12. Kompensation nach einseitiger Blendung bei 1 min (○—○) und 0,5 min (△----△) täglicher Belichtung

es angebracht, den Verlauf der Kompensation auch in längerer als 10tägiger Dunkelhaft zu prüfen, um Anhaltspunkte für die rein innenbedingte Leistung der Kompensation zu gewinnen.

6. Kompensation nach längerer Dunkelzeit

a) Nach 20tägiger Dunkelhaft. Beließ ich einseitig geblendete Erdkröten während 20 Tage im Dunkeln, so war bei der ersten Messung am 20. Tag nach der Operation noch immer die volle Ausgangsschräglage von 4,6° vorhanden (Abb. 13). Acht Tiere, die danach im Zimmerterrarium unter normalen Lichtbedingungen verblieben, kompensierten ihre Schräglage wie üblich. Weitere 10 Tiere bekamen nach der 20tägigen Dunkelhaft pro Tag 15 min Licht. Sie kompensierten innerhalb von 9 Tagen vollständig, während sofort nach der Operation, ohne vorherige

Dunkelhaft, die Kompensation bei 15 min Licht täglich 14 Tage beanspruchte. Eine weitere Gruppe von 10 Tieren bekam ebenso täglich nur 5 min Licht. Diese Tiere kompensierten nur langsam und brauchten bis zum Herstellen der Normallage rund 40 Tage.

b) Nach 40tägiger Dunkelhaft. Verblieben die Tiere 40 Tage nach Durchschneiden des Opticus eines Auges im Dunkeln und kamen dann erstmalig ans Licht, so war ihre Schräglage immer noch ausgeprägt, jedoch mit im Mittel 3,8° kleiner als sofort nach der Operation (Abb. 14).

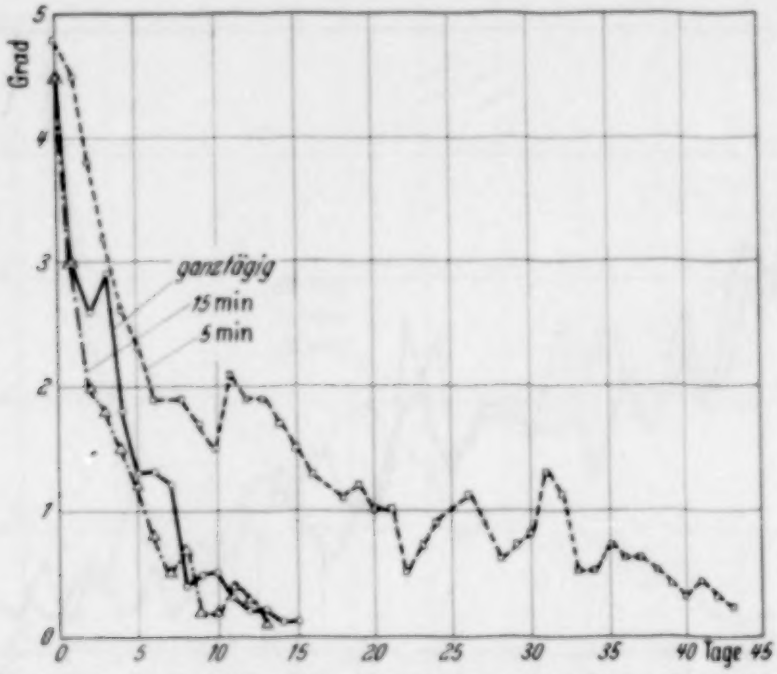


Abb. 13. Kompensation einseitig geblendeter Tiere nach 20 Tagen Dunkelaufenthalt bei normalen Tag-Nacht-Wechsel (○—○), 15 min (△— · —△) und 5 min (□ · · · □) täglicher Belichtung. Abszisse: Tage nach der ersten Belichtung

Für die Kompensation reichten bei 8 Tieren wieder 15 min Belichtung aus; 8 weitere Tiere im normalen Tag-Nacht-Wechsel brauchten trotz der geringeren Ausgangsschräglage immer noch 10 Tage, 10 Tiere aber, die 5 min Licht je 24 Std bekamen, hatten bereits nach 18 Tagen kompensiert, also wesentlich schneller als nach 20tägiger Dunkelhaft (vgl. Abb. 13).

Es scheint demnach, daß auch im Dunkeln eine wenn auch geringere Kompensation stattfindet; nach 40tägigem Dunkelaufenthalt verringert sich die Schräglage etwas, und die Wirksamkeit kurzer Belichtungszeiten erhöht sich dann dementsprechend.

c) Kompensation nach 60tägiger und längerer Dunkelhaft. Verlängerte ich den Dunkelaufenthalt auf 60 Tage, so betrug die Schräglage bei der ersten Messung im Mittel nur noch 1,2° (Abb. 15). Die einzelnen Tiere verhielten sich jedoch verschieden: 2 von 10 Tieren, die

nach der Dunkelhaft im normalen Tag-Nacht-Wechsel verblieben, hielten den Kopf waagerecht, ebenso auch 3 von 10 Tieren bei 5 min Belichtung. 11 von 13 70tägigen Dunkeltieren endlich zeigten bei der ersten Messung überhaupt keine Schräglage mehr. Von den restlichen 2 Tieren saß das eine im Mittel 2,4° schräg und kompensierte in den nächsten 4 Tagen, das andere 1,3°, dieses kompensierte in 3 Tagen vollständig. Eine weitere Serie von 10 Tieren beließ ich 80 Tage im Dunkeln; alle saßen bei der ersten Messung in völlig normaler Haltung. Wie die anschließende optomotorische Prüfung bewies, war das eine Auge völlig blind.

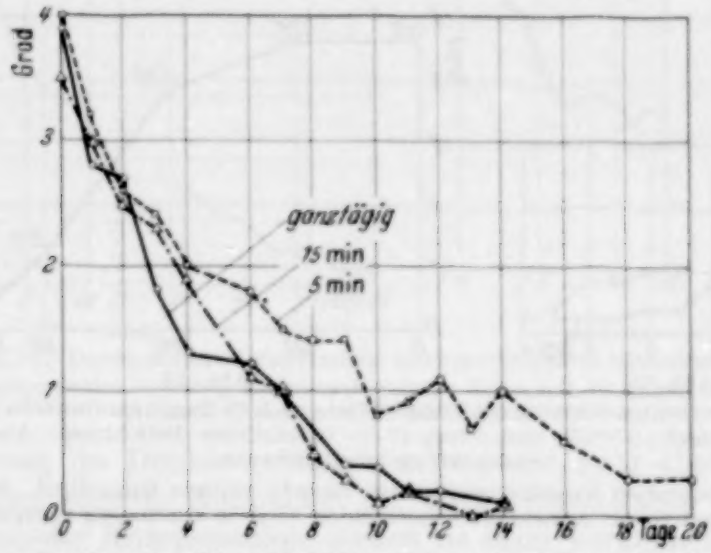


Abb. 14. Kompensation einseitig geblendeter Tiere nach 40 Tagen im Dunkeln bei normalem Tag-Nacht-Wechsel (○—○), 15 min (△—·—△) und 5 min (□···□) täglicher Belichtung. Abszisse: Tage nach der ersten Belichtung

Diese Befunde beweisen, daß nicht allein die afferenten optischen Erregungen für die Kompensation verantwortlich sind, sondern darüber hinaus auch reizunabhängige, zentralnervöse Prozesse. Wieweit daneben auch labyrinthäre, taktile und propriozeptorische Afferenzen (vgl. Kolb 1955) sowie die Dauererregungen des intakten Auges sich an der „Dunkelkompensation" beteiligen, ließe sich nur an labyrinthlosen bzw. vollständig desafferentierten und geblendeten Tieren entscheiden. Der organadäquate Reiz Licht ist jedenfalls für die Kompensation der optisch ausgelösten Schräglage entbehrlich. Wie Abb. 16 zeigt, verläuft jedoch die Dunkelkompensation anders als jene im Licht; sie beginnt nämlich nicht *unmittelbar* nach der Operation, sondern erst *nach dem 20. Tage*, schreitet dann allerdings immer rascher fort und verlangsamt sich erst wieder gegen das Ende der Dunkelhaft, so daß eine S-förmige Kurve entsteht. Vor allem das langsame „Anlaufen" zwischen dem 20. und 40. Tage unterscheidet die Dunkelkompensation von derjenigen im Licht und auch von der gewöhnlichen labyrinthären Kompensation;

beide setzen rasch ein und werden dann langsamer. Gemessen an der spezifischen Wirkung des Lichtes erscheint indessen der Beitrag der innenbedingten, reizunabhängigen bzw. reizunspezifischen Leistungen des Zentralnervensystems als verhältnismäßig gering; sie ließen sich überhaupt erst durch übermäßig lange Dunkelhaft feststellen.

Zur Kontrolle beließ ich 7 Tiere während 40 Tagen, 17 andere während 60 Tagen im Dunkeln, gab jedoch beiden Gruppen 12 Std lang täglich schwaches Rotlicht, das sonst zu Messungen diente. Diese Tiere kompensierten nicht anders als die Vergleichstiere in völliger Dunkelheit. Das rote Meßlicht wirkt also nicht auf den Kompensationsverlauf ein und kann daher die Versuchsergebnisse nicht beeinflußt haben.

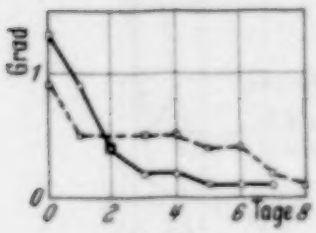


Abb. 15

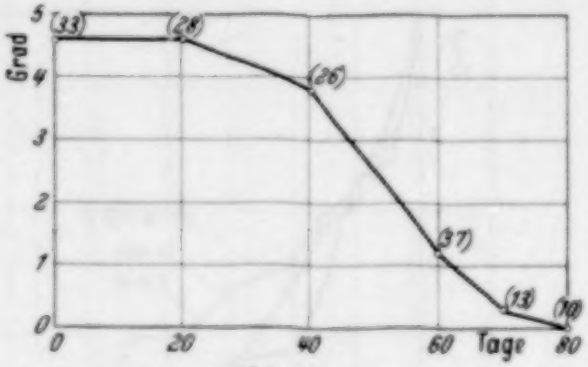


Abb. 16

Abb. 15. Kompensation einseitig geblendeter Tiere nach 60 Tagen im Dunkeln in normalem Tag-Nacht-Wechsel (○—○) und 5 min (□····□) täglicher Belichtung. Abszisse: Tage nach der ersten Belichtung

Abb. 16. Kompensation einseitig geblendeter Tiere in völliger Dunkelheit. Neben jedem Mittelwert ist die Anzahl der untersuchten Tiere in Klammern angegeben

7. Durch Dunkelhaft unterbrochene Kompensation

Zehn einseitig geblendete Tiere ließ ich während 24 Std im Zimmerterrarium im normalen Tag-Nacht-Wechsel, brachte sie anschließend für 19 Tage in die Dunkelkammer, dann wieder für 24 Std ins Zimmerterrarium und ließ sie nach weiteren 19 Dunkeltagen in normalen Lichtbedingungen weiter kompensieren. Wie Abb. 17 zeigt, geht die Kompensation im Dunkeln nach einem vorhergehenden Lichttag zwar weiter, jedoch nicht über den reizunabhängigen Betrag hinaus. Der durch die kurze tägliche Belichtung ausgelöste „Kompensationsanstoß" mit langer Abklingdauer (vgl. S. 131) wäre dann höchstens einen Tag lang wirksam.

Weiterhin setzte ich neun einseitig kappengeblendete Tiere nach Abnahme der Kappe am 13. Tag im Hellen sofort anschließend für 10 Tage ins Dunkle. Am ersten darauffolgenden Lichttag war die schon oben beschriebene Umkehr der Schräglage deutlich sichtbar (Abb. 18), allerdings erreichten diese Tiere schon nach 3 Tagen die Normallage. Auch dieser Versuch zeigt, daß während der Dunkelzeit nach einmaliger vorausgegangener kurzer Belichtung kaum eine nennenswerte Kompensation stattfindet.

8. Verhalten chirurgisch und durch Kappen geblendeter Erdkröten bei plötzlicher Verdunkelung

Im schwachen Rotlicht halten nach Kappenblendung weitgehend kompensierte Erdkröten den Kopf waagerecht; belichtet man sie wieder, so nehmen sie sofort die Schräglage ein, meist allerdings nach einer Aktivbewegung oder auf einen Reiz hin. Anders verhalten sich jedoch durch Opticusschnitt einseitig geblendete Tiere. Sofort nach

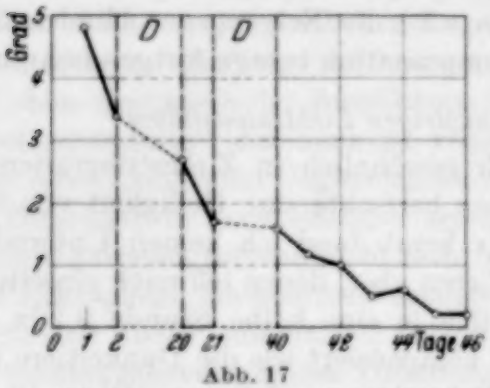


Abb. 17

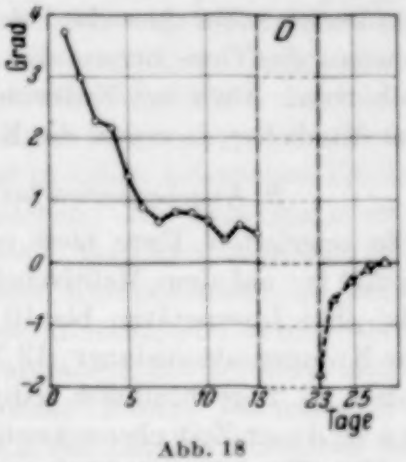


Abb. 18

Abb. 17. Durch längere Dunkelzeiten (*D*) unterbrochene Kompensation

Abb. 18. Kompensation einseitig kappengeblendeter Tiere mit 10tägiger Dunkelhaft (*D*) ○—○, nach dem Entfernen der Kappen △ - - - △

der Blendung ins Dunkle gebracht, nehmen sie zwar ebenso wie die kappengeblendeten die Normallage ein; nach einigen Tagen jedoch, d.h. mit beginnender Kompensation, stellen sie beim Verdunkeln den Kopf zuerst zur *geblendeten* Seite schräg und nehmen erst dann die Normallage ein.

Tabelle 2. *Mittlere Schräglage-Grade von je 15 kappen- und chirurgisch geblendeten Tieren vor, während und nach verschieden langer Verdunkelung in verschiedenen Kompensationsstadien*

Blendungsart	Licht min	Dunkel min						Licht min
	10	0,25	0,5	1	1,5	2	3—5	10
Opticusschnitt	4,6	0,3	0,2	0,2	0,1	0,2	0,2	4,7
	3,2	−1,1	−1,2	−1,0	−0,7	0,2	0,0	3,1
	2,1	−1,8	−1,7	−1,5	−0,9	−0,3	−0,1	2,3
	0,6	−2,2	−2,2	−2,0	−1,2	0,1	0,1	0,7
	0,2	−2,3	−2,4	−1,9	−1,5	−0,5	0,0	0,2
Kappe	3,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,2	0,2	3,7
	0,6	0,0	0,1	−0,1	0,0	0,0	0,1	0,5

Gibt man wieder Licht, so stellen sie den Kopf sofort zur *sehenden* Seite schräg und zwar um so viel Grade, wie es dem Kompensationsstadium entspricht (Tabelle 2). Oft bleibt dabei das Tier ruhig sitzen, nur der Kopf wird in die neue Stellung gebracht.

Das unterschiedliche Verhalten kappengeblendeter und durch Opticusschnitt geblendeter Erdkröten bei „Licht-Aus" zeigt, daß hier ebenso wie bei Schwarzen *Tetras* nach v. HOLST (1954) die Daueraktivität der nichtbelichteten Retina offenbar stabilisierend auf die Kopfhaltung einwirkt. Bei Fischen ist der Unterschied noch stärker; die chirurgisch geblendeten stellen sich nach Ausschalten des Lichtes um mehr als den Betrag ihres Kompensationswinkels zur blinden Seite schräg. SCHOEN (1951) beobachtete dasselbe bei schwachen Lichtintensitäten allerdings nur, wenn die Tiere bereits die Ausgangsschräglage zum Teil kompensiert hatten. Auch bei Erdkröten wird die Neigung zur blinden Seite um so deutlicher, je weiter die Kompensation bereits fortgeschritten ist.

9. Kompensation bei niedrigen Lichtintensitäten

Die operierten Tiere hielt ich gewöhnlich in Zimmerterrarien bei etwa 250 lx; auf dem Meßtischchen herrschte eine Helligkeit von etwa 400 lx. Bei Intensitäten bis 10 lx herab fand ich keinen Unterschied in der Kompensationsdauer; 12 Tieren aber, denen ich nach einseitigem Blenden 20 Tage hindurch lediglich je eine halbe Stunde 0,2 lx bot, hatten in dieser Zeit ebensowenig kompensiert wie die Dunkeltiere (vgl. Abb. 13). Bot ich verschiedene Beleuchtungsstärken zwischen 10 und 0,2 lx, so waren die Ergebnisse uneinheitlich und ließen keine Auswertung zu; doch schien sich die Kompensation mit abnehmender Intensität zu verlangsamen. Offen bleibt auch vorerst die Frage, in welchem Maße die Stäbchen und Zapfen der Krötenretina an der Kompensation beteiligt sind; bei 0,2 lx dürften nach BIRUKOWS (1949) Befunden an der Erdkröte die Zapfen bereits voll funktionstüchtig sein.

10. Einseitig geblendete Anurenlarven

Eine große Anzahl Anurenlarven blendete ich in verschiedenen Stadien einseitig durch Herauspräparieren eines Auges. Bei allen diesen Tieren schien aber das einseitige Blenden weder die Normallage noch die normalen Schwimmbewegungen zu beeinflussen.

IV. Erörterung der Befunde

1. Die Schräglage einseitig geblendeter Amphibien, sowohl Anuren als auch Urodelen, beruht nach unseren Befunden auf tonischen Wirkungen des Lichtes auf die Halsmuskeln; abgesehen vom Vorzeichen der entstehenden Drehtendenz ist die optisch bedingte Asymmetrie mit derjenigen einseitig labyrinthloser Tiere gut zu vergleichen. Ähnlich wie dort entspricht der symmetrischen Haltung ein Erregungsgleichgewicht in beiden Rezeptoren und den Lagezentren; im Dunkeln sorgen ebenso die automatischen Dauererregungen der beiden Retinae für die ungestörte Gleichgewichtslage; im Hellen werden sie durch den Lichtreiz moduliert. So ließe sich auch bei der optischen Gleichgewichts-

haltung von einem automatischen „Tropotonus" und einem lichtbedingten „Phototonus" reden. Die verhältnismäßig geringe Ausgangsschräglage erlaubte es allerdings nicht, quantitative Beziehungen zwischen der Stärke des Lichtreizes und der Abweichung von der Normallage aufzustellen; wie der Verlauf der Kompensation im schwachen Licht lehrt, sind solche Beziehungen zweifellos zu erwarten.

2. Die Kompensation der Schräglage erweist sich auch bei der optischen Gleichgewichtshaltung als eine echte regulative Leistung des Zentralnervensystems; es wird ein neues zentrales Erregungsgleichgewicht in den verantwortlichen Lagezentren aufgebaut. Auch die erneute, inverse Schräglage der kompensierten Tiere nach dem Entfernen bzw. dem Austausch der Blendkappe ist mit dem bekannten Effekt der „Zweitentstatung" durchaus zu vergleichen. Die Schräglage ist also Folge eines „zentralen Ungleichgewichtes": Verändert man den afferenten Impulsstrom nach erfolgter zentraler Kompensation, so paßt das zentrale Erregungsniveau nicht mehr zur Afferenz, und es resultiert eine neue Schräglage, die abermals solange andauert, bis Zentrum und Peripherie sich wieder aufeinander „abgestimmt" haben. Ebenso wird auch die vorübergehende inverse Drehtendenz zur blinden Seite, die bereits weitgehend kompensierte Tiere bei „Licht-Aus" zeigen, von der inzwischen aufgebauten kompensatorischen Gegenerregung verursacht; diese hält im Licht der gegensinnigen optischen Dreherregung des intakten Auges die Waage. Bei „Licht-Aus" resultiert daher erneut ein zentrales Ungleichgewicht, das sich allerdings rasch wieder ausgleicht. Allen diesen Befunden zufolge wird die zentrale kompensatorische Gegenerregung auf der *sehenden* Seite aufgebaut; dies braucht dem total gekreuzten Verlauf der Sehbahnen bei Amphibien nicht zu widersprechen, da genügend intrazentrale Verbindungsmöglichkeiten zur Gegenseite bestehen dürften.

3. Die Dreherregungen nach *gegenseitiger* Labyrinthausschaltung und Blendung *addieren* sich zentral, jene nach *gleichseitiger*, *subtrahieren* sich: Dieses Zusammenwirken ließ sich allerdings nur im Stadium bereits fortgeschrittener Kompensation nachweisen, da anfangs die stärkere labyrinthäre Drehtendenz über die schwächere optische dominiert. Es zeigt sich erneut, daß beide Dreherregungen einem gemeinsamen „Lagezentrum" zufließen, das für die Gleichgewichtshaltung verantwortlich ist und die „letzte gemeinsame Strecke" für beide darstellt.

4. Die Kompensation der Haltungsasymmetrie nach einseitiger Blendung geschieht unter maßgeblicher Mitwirkung der optischen Afferenzen. Wie schon die Befunde Schoens (1950) an einseitig labyrinthlosen Fischen vermuten ließen, beteiligen sich in erster Linie die Afferenzen aus dem *intakten* Auge am Aufbau der kompensatorischen Gegenerregung; vermutlich ist die Kompensation der optisch ausgelösten

Schräglage ebenso von der Lichtintensität abhängig, wie diejenige nach einseitiger Entstatung von der Stärke des mechanischen Feldes. Gleichsam als doppelte Sicherung besteht daneben aber auch eine lichtunabhängige Kompensation, die allerdings viel langsamer anläuft und weit mehr Zeit beansprucht; sie beruht auf reizunabhängigen Dauererregungen der Netzhaut und auf endogenen Leistungen des Zentralnervensystems. Allerdings ist nach den Befunden Kolbs (1955) nicht auszuschließen, daß auch Afferenzen aus anderen intakt gebliebenen Sinnesorganen sich am Aufbau der Gegenerregung beteiligen könnten. Die Wirksamkeit eines Sinnesreizes beschränkt sich bekanntlich nicht nur auf eine spezifische Reaktion; er kann daneben auch unspezifische, „aufladende" bzw. allgemein tonisierende Wirkungen haben. Sollten sich auch in unserem Falle „organfremde" Afferenzen an der Kompensation der optisch bedingten Asymmetrie beteiligen, so wäre zu fragen, auf welche Weise sie den Aufbau der normalerweise lichtbedingten Gegenerregung fördern. Beim Säugetier dürfte für solche Regulationsleistungen das unspezifische retikulo-thalamische System verantwortlich sein, bei Amphibien wissen wir darüber nichts.

5. Völlig offen bleibt aber auch die Wirkungsweise des spezifischen afferenten Mechanismus: Wie alle unsere Versuche belegen, reicht bereits eine tägliche halbstündige Belichtung mit 20 lx zur normalen Kompensation vollkommen aus; eine Verlängerung der Hellzeit darüber hinaus verkürzt ihre Dauer keineswegs. Andererseits sind aber auch weit kürzere Hellzeiten bis zu einer halben Minute noch wirksam. So scheint also der optische Kompensationsmechanismus mit einem sehr hohen „Sicherheitsfaktor" zu arbeiten, selbst bei ungünstigsten Lichtbedingungen dürfte daher normalerweise die Kompensation gewährleistet sein.

Es bliebe noch zu prüfen, ob hier etwa Zusammenhänge mit der endogenen 24stündigen Periodik sowie mit den reizunabhängigen, rein endogenen Leistungen des Zentralnervensystems bestehen, und wie weit sich auch neurosekretorische Vorgänge, z. B. Hypophysensekretion (vgl. Koller und Rodewald, 1933) mitbeteiligen.

Zusammenfassung

1. Einseitig durch Opticusschnitt geblendete Gras- und Wasserfrösche, sowie Bergunken, Erdkröten und Feuersalamander halten ihren Kopf zur sehenden Seite schräg. Diese Schräglage wird zentral kompensiert; die Ausgangsschräglage und die Dauer der zentralen Kompensation sind artspezifisch. Bei normalen Beleuchtungsverhältnissen dauert die Kompensation höchstens 10 Tage.

2. Bei reversibler Blendung durch aufgenähte lichtundurchlässige Kappen mit nachfolgender Kompensation tritt nach dem Abnehmen der Kappe eine „inverse" Schräglage zur vorher blinden Seite ein, die erneut kompensiert wird.

3. Die zentrale Kompensation nach Verlust eines Labyrinthes dauert etwa 3 Monate. Die Ausgangsschräglage ist wesentlich größer als bei einseitiger Blendung und verdeckt kurz nach der Operation den Blendungseffekt.

4. Bei kombinierter einseitiger Entstatung und gleich- oder gegenseitiger Blendung addieren oder subtrahieren sich die von den beiden Sinnesorganen stammenden Dreherregungen; *gleichseitiges* Blenden vermindert, *gegenseitiges* erhöht die Schräglage.

5. Die zentrale Kompensation ist in erster Linie von den optischen Afferenzen des intakten Auges abhängig, zum Teil auch von der Dauererregung seiner Retina. Der normale Kompensationsverlauf ist bereits bei halbstündiger Belichtung je 24 Std gewährleistet; weitere Verkürzung der täglichen Belichtungszeit verzögert die Kompensation bis zu 50 Tagen.

6. In völliger Dunkelheit unterbleibt die Kompensation während der ersten 20 Tage. Erst danach setzt sie ein und ist nach 80 Tagen abgeschlossen. Sie dürfte vorwiegend auf rein endogenen Leistungen des Zentralnervensystems beruhen.

7. Chirurgisch geblendete, weitgehend auskompensierte Tiere nehmen bei plötzlicher Verdunkelung vorübergehend eine inverse Schräglage zur blinden Seite ein; diese ist um so stärker, je weiter die Kompensation fortgeschritten ist; bei kappengeblendeten Tieren tritt sie nicht auf.

8. Eine Beleuchtungsstärke von 10 lx genügt zur normalen Kompensation; Licht von 0,2 lx wirkt dagegen wie Dunkelheit.

Literatur

Alverdes, F.: Stato-, Photo- und Tangoreaktionen bei zwei Garnelenarten. Z. vergl. Physiol. **4**, 699—765 (1926). — Die Raumorientierung der Cloëon-Larve. Z. vergl. Physiol. **5**, 598—606 (1927). — Birukow, G.: Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und die Sehschärfe des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.). Z. vergl. Physiol. **25**, 92—142 (1937). — Vergleichende Untersuchungen über das Helligkeits- und Farbensehen bei Amphibien. Z. vergl. Physiol. **32**, 348—382 (1949). — Braemer, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **39**, 374—398 (1957). — Buddenbrock, W. v.: Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **34**, 479—514 (1914). — Butz-Kuenzer, E.: Optische und labyrinthäre Auslösung der Lagereaktionen bei Amphibien. Z. Tierpsychol. **14**, 429—447 (1957). — Greene, W. F., and H. Laurens: The effect of exstirpation of the embryonic ear and eye on equilibration in *Amblystoma punctatum*. Amer. J. Physiol. **64**, 120—143 (1923). — Herter, K.: Reizphysiologische Untersuchungen an der Karpfenlaus (*Argulus foliaceus* L.). Z. vergl. Physiol. **5**, 283—370 (1927). — Holst, E. v.: Die Gleichgewichtssinne der Fische. Verh. dtsch. zool. Ges. **37**, 108—114 (1935). — Quantitative Untersuchungen über Umstimmungsvorgänge im Zentralnervensystem. I. Z. vergl. Physiol. **31**, 134—148 (1948). — Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 60—120 (1950). — Einfluß der nichtbelichteten Retina auf das Gleichgewichtsverhalten von Fischen. Naturwiss. **41**, 507 (1954). — Holst, E. v., u. L. Schoen: Der Einfluß mechanisch veränderter Augenstellungen auf die Richtungslokalisation bei Fischen. Z. vergl.

Physiol. **36**, 433—442 (1954). — Kolb, E.: Untersuchungen über zentrale Kompensation und Kompensationsbewegungen einseitig entstateter Frösche. Z. vergl. Physiol. **37**, 136—160 (1955). — Koller, G., u. W. Rodewald: Über den Einfluß des Lichtes auf die Hypophysentätigkeit des Frosches. Pflügers Arch. ges. Physiol. **232**, 637—642 (1933). — Lyon, E.P.: On Rheotropism. II. Rheotropism of fish blind in one eye. Amer. J. Physiol. **24**, 244—251 (1909). — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin 1924. — Schneider, D.: Das Gesichtsfeld und der Fixiervorgang bei einheimischen Anuren. Z. vergl. Physiol. **36**, 147—164 (1954). — Schoen, L.: Quantitative Untersuchungen über die zentrale Kompensation nach einseitiger Utriculusausschaltung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 121—150 (1950). — Das Zusammenspiel beider Augen als Gleichgewichtsorgane der Fische. Verh. dtsch. zool. Ges. **45**, 191—195 (1951). — Schöne, H.: Die Lichtorientierung der Larven von *Acilius sulcatus* L. und *Dytiscus marginalis* L. Z. vergl. Physiol. **33**, 63—98 (1951). — Statozystenfunktion und statische Lageorientierung bei dekapoden Krebsen. Z. vergl. Physiol. **36**, 241—260 (1954). — Seifert, R.: Sinnesphysiologische Untersuchungen am Kiemenfuß (*Triops cancriformis* Bosc.). Z. vergl. Physiol. **11**, 386—436 (1930). — Raumorientierung und Phototaxis der anostraken Euphyllopoden. Z. vergl. Physiol. **16**, 11—184 (1932). — Simon, M.: Der optomotorische Nystagmus während der Entwicklung normal und optisch isoliert aufgewachsener Küken. Z. vergl. Physiol. **37**, 82—105 (1954). — Strübing, H.: Über Vorzugstemperaturen von Amphibien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **43**, 357—386 (1954).

Dr. Theo Jahn,
Freiburg i. Br., Zoologisches Institut der Universität, Katharinenstr. 20

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 141—148 (1960)

Aus dem Max-Planck-Institut für Medizinische Forschung, Heidelberg
Institut für Chemie (Direktor: Prof. Dr. R. KUHN)

ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM CHEMOREZEPTOR VON *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA* MEIGEN

Von

BRUNHILD STÜRCKOW

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Dezember 1959)

Einleitung

Die Chemorezeptoren an den Labellen von *Phormia*, *Calliphora* und einigen anderen Fliegen werden von 3 Sinneszellen innerviert (DETHIER). Zwei der Sinneszellen senden ihre Dendriten bis in die für chemische Reize empfindliche Haarspitze. Den rezeptorischen Fortsatz der 3. Sinneszelle konnte DETHIER nur bis zur Basis des Schmeckhaares verfolgen. Er endet dort nicht punktförmig im Basalring und wird deshalb vermutlich auch keine ausschließlich mechanorezeptorischen Eigenschaften haben. Seine Bedeutung und wirkliche Endigung sind immer noch unbekannt.

HODGSON u. Mitarb. (1955, 1956, 1957) leiteten bei *Phormia* die afferenten Erregungen des Chemorezeptors ab. Sie konnten dabei Impulse von 2 Sinneszellen unterscheiden — vermutlich von den beiden Zellen, deren rezeptorische Fortsätze bis in die Haarspitze reichen. Die „L-Impulse" der einen Zelle sind die Antwort auf nicht zusagende Geschmacksstoffe (Salze, Säuren und Alkohole) und die „S-Impulse" der anderen Zelle die Reaktion auf gut schmeckende Stoffe (verschiedene Zucker und Inosit). In einigen Fällen glaubten HODGSON und ROEDER auch Impulse einer 3. Sinneszelle abgeleitet zu haben.

Uns interessierten die Signale der labellaren Schmeckhaare von *Calliphora* bei Reizung mit *Solanum*-Alkaloidglykosiden, um Schlüsse auf die Erregungsmuster des Chemorezeptors von *Leptinotarsa* ziehen zu können. Dort ist unklar, ob die Alkaloidglykoside einen für sie zuständigen Rezeptor erregen oder ob sie die Signalfolgen der für andere Stoffe spezifischen Rezeptoren in bestimmter Weise verändern (STÜRCKOW). Bei diesen Untersuchungen stellten wir fest, daß der Chemorezeptor von *Calliphora* nicht nur mit 2, sondern mit 3 Impulsarten arbeitet. Bevor eine Deutung der Antworten des Chemorezeptors auf die Alkaloidglykoside möglich war, mußte deshalb erst versucht werden, die Bedeutung der 3. Impulsart zu klären.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Schmeckhaare von *Calliphora* und *Leptinotarsa* wurden begonnen[1]. Nach den bislang vorliegenden Ergebnissen verlaufen im Haar von *Calliphora* 3 Dendriten.

Methode

Das Ableiten der Erregungen von einzelnen Chemorezeptoren wird ausführlich bei HODGSON u. Mitarb. (1955, 1956), MORITA u. Mitarb. und STÜRCKOW und QUADBECK beschrieben. Wir achteten beim Abtrennen des Kopfes und des Rüssels darauf, daß ausgespuckter Kropfinhalt die Schmeckhaare nicht schon vor dem Test reizte. Bei Reizungen eines Chemorezeptors mit verschiedenen Stoffen nacheinander wurde die Kapillare (Durchmesser 30—40 μ) ausgewechselt, was höchstens 20 sec dauerte. Berührungen des Schmeckhaares mit der Kapillarwand wurden sorgfältig vermieden, um taktile Reize auszuschalten. Zum Registrieren der Impulse konnten wir nicht wie bei *Leptinotarsa* den Direktschreiber (Cardioskript III von Schwarzer) benutzen, weil die Impulse dafür zu schnell waren. Sie sind fast doppelt so schnell wie die von *Leptinotarsa*. Die Schirmbilder des Kathodenstrahl-Oszillographen wurden deshalb mit der Robot-Kamera aufgenommen.

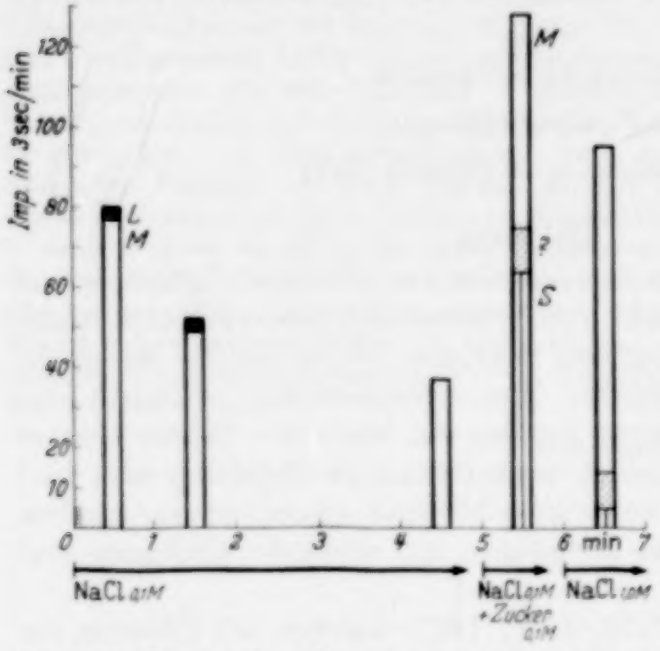


Abb. 1. Ein langes Schmeckhaar wurde nacheinander mit den angegebenen Stoffen gereizt. Nach der Höhe der auftretenden Impulse wurde die Impulsart bestimmt. L-Impuls: schwarz; M-Impuls: weiß; S-Impuls: gestreift; nicht zu unterscheidende M- und S-Impulse: gepunktet. Ordinate: Anzahl der Impulse in 3 sec/min (aus 5 über die min verteilten Registrierungen ermittelt). Abszisse: Zeit in Minuten. Die bei Reizung mit 1,0 M NaCl aufgetretenen S-Impulse sind auf die vorhergehende Reizung mit Zucker zurückzuführen. Sie traten nur in den ersten 6 sec nach Reizbeginn auf

Die Alkaloidglykoside Solanin (Merck) und Tomatin (Rhein-Chemie, Heidelberg) wurden als Chlorhydratlösungen verwendet.

Ergebnisse der Versuche

1. 3 Arten von Impulsen. Die Erfahrungen mit dem Chemorezeptor von *Leptinotarsa* erleichterten die Zuordnung der 3. Impulsart von *Calliphora*. Bei *Leptinotarsa* treten bei Reizung mit NaCl und KCl

[1] Die Untersuchungen werden in der E. M.-Abteilung am Pathologischen Institut der Universität Heidelberg (Direktor: Prof. Dr. E. RANDERATH) gemeinsam mit Herrn Dr. H. SITTE mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

2 Impulse auf (STÜRCKOW). Mit steigender Konzentration nimmt dort die Frequenz der schnell adaptierenden Impulse mit niedrigem Potential (n) ab und die der langsam adaptierenden Impulse mit hohem Potential (h) zu.

Der Chemorezeptor von *Calliphora* beantwortete NaCl auch mit 2 Impulsarten (Abb. 1 und 2), einer schnell adaptierenden mit hohem Potential („large potential", von HODGSON deshalb L-Impuls genannt) und einer langsam adaptierenden Impulsart mit mittelhohem Potential. Diese soll deshalb M-Impuls[1] genannt werden. Wie bei *Leptinotarsa* nimmt die Frequenz der schnell adaptierenden Impulse (L) bei steigender Konzentration ab und die der langsam adaptierenden (M) zu. Eine 3. Impulsart mit niedrigem Potential („small potential", von HODGSON deshalb S-Impuls genannt) tritt bei zusätzlicher Reizung mit Zucker auf. Bei Wegnahme des Zuckers und gleichzeitiger Erhöhung der NaCl-Konzentration verschwinden die S-Impulse wieder (Abb. 1 und 2).

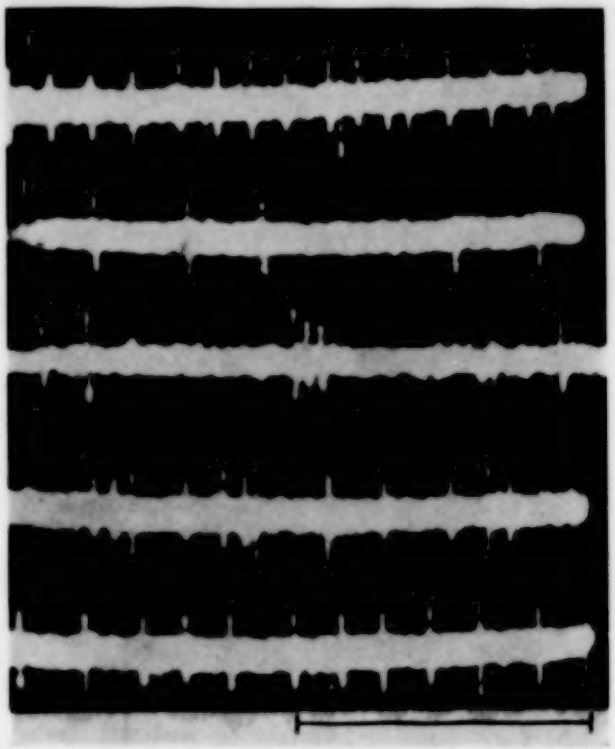


Abb. 2. Die zu Abb. 1 gehörenden Signalfolgen (bei gleicher Verstärkung). Maßstab außer Bild e: 0,3 sec. a NaCl 0,1 M: L-Impuls und M-Impulse (3 sec nach Reizbeginn); b NaCl 0,1 M: M-Impulse (4 min nach Reizbeginn); c NaCl 0,1 M + Rohrzucker 0,1 M: M- und S-Impulse (5 min nach Reizbeginn, Maßstab 0,1 sec); d NaCl 0,1 M + Rohrzucker 0,1 M: M- und S-Impulse (5 min nach Reizbeginn); e NaCl 1,0 M: M-Impulse (6 min nach Reizbeginn)

Die Unterscheidung zwischen M- und S-Impulsen ist oft schwierig, weil die Differenz der Potentiale nur gering ist und die Höhen der Impulse sich während der Ableitung allmählich ändern (Abb. 3). Es lassen sich nur nebeneinander auftretende Impulse mit genügend verschieden hohem Potential mit Sicherheit zuordnen.

In weiteren Testen wurde die Zeitablenkung so gewählt, daß die Dauer der Impulse gemessen werden konnte. Die breite Grundlinie

[1] Dieser M-Impuls ist ohne Kenntnis der Resultate von WOLBARSHT und DETHIER am Chemorezeptor von *Phormia* benannt worden. Sie haben eine auf taktile Reize antwortende Impulsart „M-Impuls" genannt. Wir wollen die Bezeichnung trotz der Duplizität der Begriffe beibehalten, weil wir offensichtlich nur Impulse chemosensorischer Art unterscheiden.

(Abb. 4 I) erschwerte die Messung der Durchgänge durch die Null-Linie aber außerordentlich. Um dieser Ungenauigkeit entgegenzuwirken, wurden die Impulse von mehreren Testen gemessen (Abb. 4 II). Trotz dieser Schwierigkeit lassen sich auch hierbei drei Impulsarten unterscheiden, die nicht in der Größe a, sondern in der Größe b (Abb. 4 I) verschieden sind. Die schnelle Impulsart entspricht den S-Impulsen, die etwas langsamere den M-Impulsen und die noch langsamere den L-Impulsen. S-Impulse treten nicht nur auf Reizung mit Zucker auf, sondern auch auf Reizung mit 0,1 M NaCl (Test D und E, Abb. 4 II). Sie wurden bei dieser Auswertung nicht alle erfaßt, weil sie zum Teil im Rauschen verschwanden. Die Dauer der Impulse wird offenbar durch Ableitbedingungen verändert (s. das Auswechseln von Kapillaren in Test D und E, Abb. 4 II).

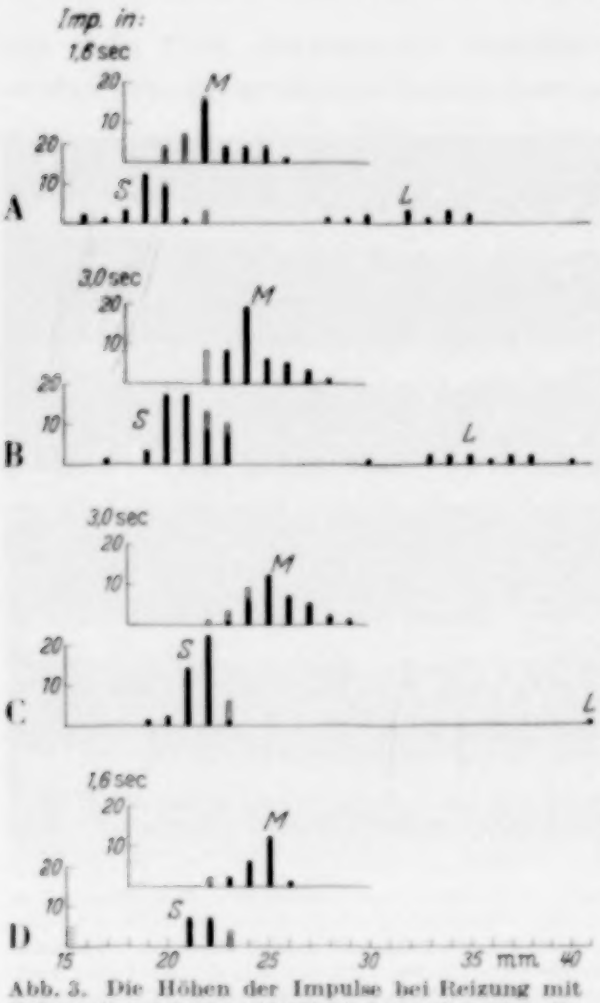
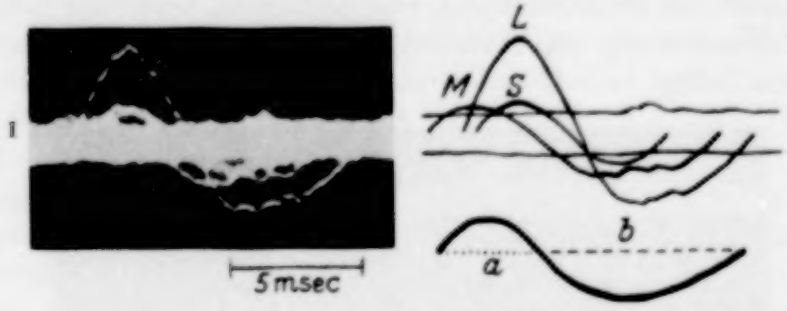


Abb. 3. Die Höhen der Impulse bei Reizung mit Rohrzucker 0,1 M in NaCl 0,1 M. A Impulse der ersten 15 sec nach Reizbeginn (1,6 sec davon ausgewertet). B Impulse der zweiten 15 sec nach Reizbeginn (3,0 sec davon ausgewertet). C Impulse der dritten 15 sec nach Reizbeginn (3,0 sec davon ausgewertet). D Impulse der vierten 15 sec nach Reizbeginn (1,6 sec davon ausgewertet). Abszissen (übereinstimmend): Höhe der L-, M- und S-Impulse in mm. Ordinaten: Anzahl der L-, M- und S-Impulse (nicht mit Sicherheit anzusprechende M- und S-Impulse: weiß). Mit zunehmender Reizdauer erhöhten sich die Potentiale aller drei Impulsarten

2. Alkaloidglykoside. Wir verwendeten die Konzentrationen von Solanin (8 mM) und Tomatin (4 mM), die beim Käfer weit über dem Schwellenwert (Solanin 1,5 mM und Tomatin um 0,1 mM) für den Beginn der salvenartigen Erregung liegen. Auf reine Alkaloidglykosidlösungen antworten S-Impulse in lockeren Salven (Abb. 5). Bei Zusatz von NaCl zum Alkaloidglykosid erfolgt wie bei *Leptinotarsa* für einige Sekunden die Antwort auf NaCl. Sie wird dann von intensiven Salven abgelöst, die einige Sekunden lang sind und nach kurzen inaktiven Pausen wieder einsetzen (Abb. 5). Sie stammen offensichtlich vom M-Rezeptor und

vermutlich auch vom S-Rezeptor. Die verschieden hohen Potentiale benachbarter Impulse und die hohen Frequenzen (bis zu 130 Impulse/sec) deuten darauf hin. Der L-Rezeptor wird durch die Alkaloid-



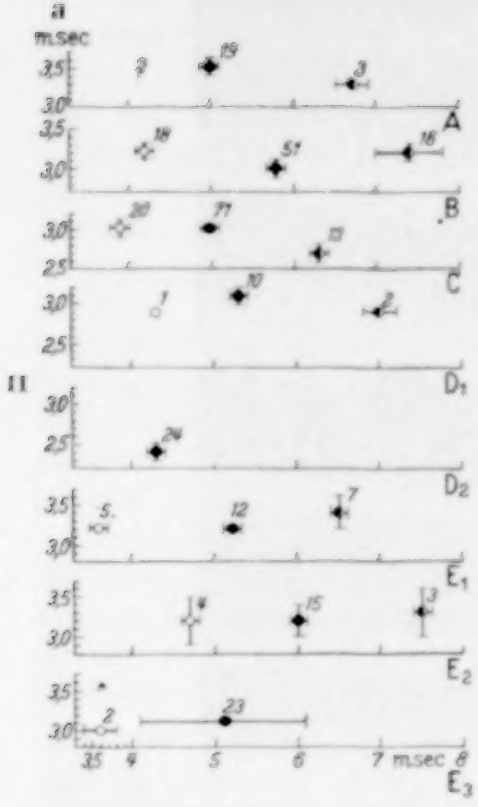


Abb. 4. I Fotografie mit L-, M- und S-Impulsen und Deutung der Fotografie nach unvergrößerter Aufnahme. *a* (gepunktet) = Dauer der 1. Phase, *b* (gestrichelt) = Dauer der 2. Phase des Impulses. II Mittelwerte ± „mittlerer Fehler" der Größen *a* und *b* von Testen an 5 Schmeckhaaren (*A*—*E*). Ordinaten: a in msec. Abszissen (übereinstimmend): b in msec. Die gemessenen Impulse traten in den ersten 30 sec nach Beginn der Reizung auf, bis auf Test B (Impulse der 1. und 2. min). *Mittelwert der L-Impulse:* schwarzer Halbkreis; *Mittelwert der M-Impulse:* schwarzer Kreis; *Mittelwert der S-Impulse:* weißer Kreis. Neben den Mittelwerten steht die Zahl der ausgemessenen Impulse. *A* NaCl 0,1 M; *B* und *C* NaCl 0,1 M + Rohrzucker 0,1 M; D_1 NaCl 0,1 M; D_2 NaCl 1,0 M; E_1 NaCl 0,1 M; E_2 NaCl 0,1 M + Rohrzucker 0,1 M; E_3 NaCl 1,0 M

glykoside anscheinend nicht beeinflußt. Wird zum Alkaloidglykosid und Salz noch Zucker hinzugegeben, dann reduzieren sich die Salven augenblicklich zu kleinen Impulsgruppen (im Beispiel der Abb. 5 mit 2—4 Impulsen/Gruppe), während die S-Impulse fortlaufend auftreten.

Besprechung der Ergebnisse

1. 3 Arten von Impulsen. Bei *Leptinotarsa* und *Calliphora* werden durch NaCl jeweils 2 Rezeptoren des Schmeckhaares erregt. Bei *Phormia* ist vermutlich dasselbe der Fall, wofür auch die Befunde von Hodgson und Roeder sprechen. Sie glaubten bei 5 von über 80 Testen mit verschiedenen Geschmacksstoffen eine andere Impulsart als die L- und S-Impulse festzustellen. Die S-Impulse von *Phormia* sind mit denen von *Calliphora* offenbar identisch.

Bei *Leptinotarsa* wurden die auf NaCl und KCl schnell adaptierenden n- (bzw. n'-) Impulse einem hypothetischen Kationen-Rezeptor und die

langsam adaptierenden h- (bzw. h'-) Impulse einem hypothetischen Anionen-Rezeptor zugeschrieben, mit dem vermutlich auch Säuren wahrgenommen werden (STÜRCKOW). Bei Übertragung dieser Vorstellungen auf den Chemorezeptor von *Calliphora* wäre der L-Rezeptor für die Wahrnehmung der Kationen und der M-Rezeptor für die der Anionen zuständig.

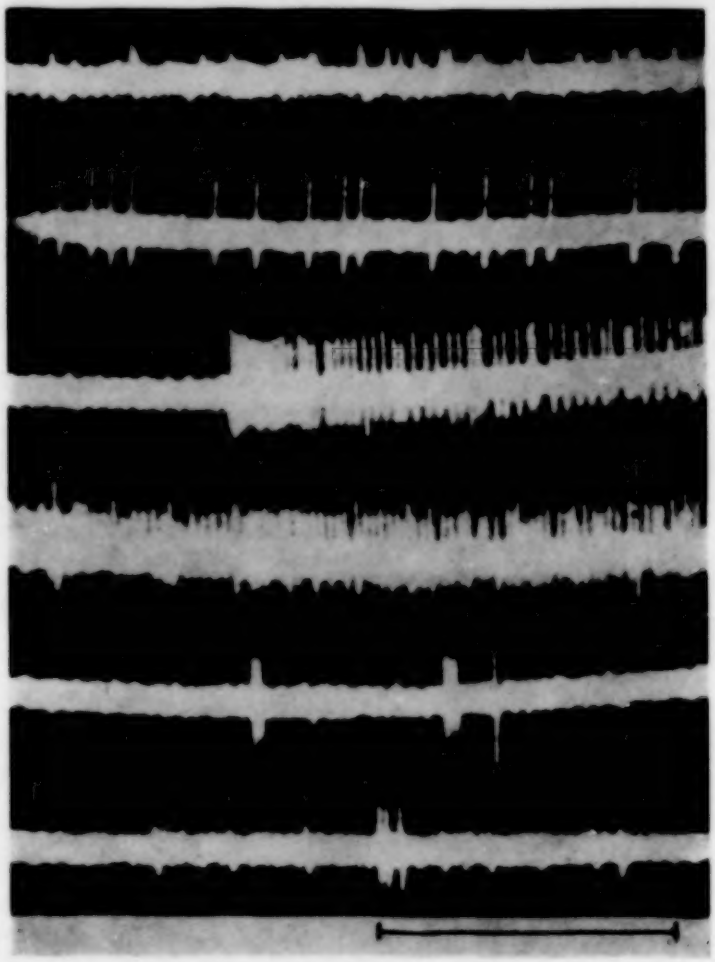


Abb. 5. Die Signale eines langen Schmeckhaares (bei gleicher Verstärkung) auf nacheinander folgende Reizung mit: *4 mM Tomatin* (1. min): a lockere Salve von S-Impulsen, 3 sec nach Reizbeginn; *4 mM Tomatin in NaCl 0,1 M* (2. min): b M-Impulse, 6 sec nach Reizbeginn; c Beginn einer Salve mit Impulsen vom M- und vermutlich auch S-Rezeptor, 8 sec nach Reizbeginn; d 2 L-Impulse in der Salve, 45 sec nach Reizbeginn; *4 mM Tomatin + 0,1 M Rohrzucker in NaCl 0,1M* (3. min): e 1 L-Impuls und Gruppen mit M-Impulsen, 3 sec nach Reizbeginn; f Gruppe mit M-Impulsen und S-Impulse, 26 sec nach Reizbeginn. Maßstab außer Bild f: 0,3 sec, Bild f: 0,1 sec

2. Alkaloidglykoside. Der Chemorezeptor von *Calliphora* reagiert auf die Alkaloidglykoside mit und ohne Zusatz von Salz verschieden. Bei *Leptinotarsa* konnte dieser Unterschied nicht festgestellt werden. Es wurden dort Salven von einem Rezeptor beobachtet (h-Salven). Nur in seltenen Fällen traten kurze Salven eines zweiten Rezeptors auf (n-Salven). Der Unterschied zwischen den Reaktionen der beiden Chemo-

rezeptoren bedeutet vielleicht, daß der Käfer doch einen spezifischen Alkaloidglykosid-Rezeptor besitzt.

Hodgson und Roeder erhielten bei *Phormia* in 2 von 12 Testen mit stark verdünnten NaCl-Lösungen (0,06 und 0,03 M) auch S-Impulse und Impulsgruppen mit höherem Potential gemeinsam. Wenn es sich dabei auch um Gruppen von M-Impulsen handeln sollte, müßten sehr verdünnte NaCl-Lösungen und das Gemisch aus Tomatin, Zucker und Salz für die Fliegen einen analogen Geschmacksreiz darstellen.

Impulsgruppen traten bei vergifteten Käfern auf Reizung mit NaCl auf (Stürckow). Sie waren auch an vertrocknenden Präparaten zu beobachten. Wir deuteten sie deshalb in Anlehnung an Burkhardt, der beim Streckrezeptor von *Astacus* Impulsgruppen nur im Schädigungsbereich der Sinneszelle erhalten hatte, als Schädigung der Nervenzellen. Die Befunde am Streckrezeptor lassen sich anscheinend aber nicht auf den Chemorezeptor übertragen. Die kurzen Impulsgruppen des M-Rezeptors von *Calliphora* auf Reizung mit Alkaloidglykosid + Salz + Zucker könnten eventuell noch als Schädigung durch das Alkaloidglykosid unter diesen Bedingungen ausgelegt werden. Wahrscheinlicher ist aber, daß der Zucker die Salven des M-Rezeptors zu Impulsgruppen reduziert. Die von Hodgson und Roeder bei *Phormia* gefundenen Impulsgruppen auf verdünnte NaCl-Lösungen dürften keinesfalls eine Schädigung der Sinneszellen anzeigen, sondern sind wohl als spezifisches Signal anzusprechen. Die von Schneider am Riechsensillum von *Bombyx* beobachteten Impulsgruppen auf Reizung mit Cycloheptanon könnten ebenso eine bestimmte Meldung von einer Nervenzelle sein.

Verschiedene Reizstoffe wirken nicht nur auf den für sie spezifischen Rezeptor, sondern auch auf andere ein (Hodgson: Zucker; Stürckow: Zucker, Na^+, K^+ und Alkaloidglykoside). Dieses könnte direkt oder indirekt über die Aktivität des spezifischen Rezeptors geschehen. Mit großer Wahrscheinlichkeit spielen bei Gemischen von Reizlösungen aber die Änderungen der Diffusionskoeffizienten für die Einzelkomponenten und vielleicht auch die Veränderungen der Aktivitätskoeffizienten eine entscheidende Rolle, worauf Wolbarsht hinwies. Die Wirkung von Tomatin und Solanin mit und ohne Zusatz von Salz und Zucker auf den Chemorezeptor von *Calliphora* ist ein weiteres Beispiel dieser Art.

Der S-Rezeptor nimmt „süßen" und anscheinend auch „bitteren" Geschmack wahr und wird bei gleichzeitigem Angebot der beiden Geschmacksrichtungen entweder „süß" oder „bitter" anzeigen, je nach den Mischungsverhältnissen. Die Aktivität des S-Rezeptors auf 0,1 M NaCl ist nur sehr gering. Sie wurde von Hodgson und Roeder auch beobachtet.

Der Code der Chemorezeptoren von Insekten ist schwierig zu analysieren. Es ist nicht nur die Wirkung einer Anzahl von Stoffen in

verschiedenen Konzentrationen, sondern auch die Wirkung von Stoffgemischen in verschiedenen Konzentrationen zu untersuchen, bevor eine Deutung der Signale möglich ist. Außerdem erschwert die gleichzeitige Wirkung einiger Stoffe auf mehrere Rezeptoren die Analyse der Erregungsmuster.

Zusammenfassung

Bei Reizung des Chemorezeptors von *Calliphora* mit NaCl werden 2 Rezeptoren erregt: ein schnell adaptierender (L) und ein langsam adaptierender (M). Mit steigender Konzentration wird die Frequenz des L-Rezeptors erniedrigt und die des M-Rezeptors erhöht. Bei zusätzlicher Reizung mit Zucker antwortet der von *Phormia* her bekannte S-Rezeptor.

Die Alkaloidglykoside Tomatin und Solanin rufen in Konzentrationen, die bei *Leptinotarsa* weit über dem Schwellenwert für den Einsatz einer Salve liegen, bei *Calliphora* lockere Salven vom S-Rezeptor hervor. Bei Zusatz von NaCl treten Salven mit hoher Frequenz auf, die vom M-Rezeptor und vermutlich auch S-Rezeptor stammen. Zusätzliche Reizung mit Zucker reduziert die Salven des M-Rezeptors augenblicklich zu Impulsgruppen, während der S-Rezeptor nach kurzer Zeit mit fortlaufender Erregung antwortet. Der L-Rezeptor wird durch die Alkaloidglykoside anscheinend nicht beeinflußt.

Literatur

Burkhardt, D.: Die Erregungsvorgänge sensibler Ganglienzellen in Abhängigkeit von der Temperatur. Biol. Zbl. **78**, 22 (1959). — Dethier, V. G.: The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly, *Phormia regina* Meigen. Quart. Rev. Biol. **30**, 348 (1955). — Hodgson, E. S.: Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. II. Responses of labellar chemoreceptors of the blowfly to stimulation by carbohydrates. J. ins. Physiol. **1**, 240 (1957). — Hodgson, E. S., J. Y. Lettvin and K. D. Roeder: Physiology of a primary chemoreceptor unit. Science **122**, 417 (1955). — Hodgson, E. S., and K. D. Roeder: Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. I. General properties of the labellar chemoreceptors of Diptera. J. cell. comp. Physiol. **48**, 51 (1956). — Morita, H., S. Doira, K. Takeda and M. Kuwabara: Electrical response of contact chemoreceptor on tarsus of the butterfly, *Vanessa indica*. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E, Biol. **2**, 119 (1957). — Schneider, D.: Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Z. vergl. Physiol. **40**, 8 (1957). — Stürckow, B.: Über den Geschmackssinn und den Tastsinn von *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae). Z. vergl. Physiol. **42**, 255 (1959). — Stürckow, B., u. G. Quadbeck: Elektrophysiologische Untersuchungen über den Geschmackssinn des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* Say. Z. Naturforsch. **13b**, 93 (1958). — Wolbarsht, M. L.: Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly. II. Responses to electrical stimulation. J. gen. Physiol. **42**, 413 (1958). — Wolbarsht, M. L., and V. G. Dethier: Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly. I. Responses to chemical and mechanical stimulation. J. gen. Physiol. **42**, 393 (1958).

Dr. Brunhild Stürckow, Homburg (Saar),
Institut für Physiologie der Universität

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 149—172 (1960)

From the Department of Zoology, Yale University

INTERACTION OF POLARIZED LIGHT AND TURBIDITY IN THE ORIENTATION OF *DAPHNIA* AND *MYSIDIUM**

By

TALBOT H. WATERMAN

With 10 Figures in the Text

(Received December 30, 1959)

Contents

	Page
A. Introduction	149
B. Experiments on *Daphnia*	151
I. Procedure	151
II. Results	151
III. Discussion	154
C. Experiments on *Mysidium*	155
I. Procedure	155
II. Optics of the turbid media	155
III. Results	157
IV. Discussion	166
D. Comparisons and conclusions	168
Zusammenfassung	171
Literature cited	171

A. Introduction

The oriented response of the marine crustacean *Mysidium gracile* (DANA) to a vertical beam of linearly polarized light (BAINBRIDGE and WATERMAN 1957) was found virtually to disappear if the medium in which it is swimming is filtered clear of suspended matter (BAINBRIDGE and WATERMAN 1958). Furthermore, adding dried yeast powder to clear sea water reestablishes the predominance of swimming at right angles to the plane of polarization which has previously been reported not only for the orientation of *Mysidium* but also for a number of other arthropods in vertical beams of linearly polarized light under laboratory conditions[1].

The facts relating to *Mysidium* have suggested that the intensity pattern, normally arising from differential horizontal scattering of the

* Contribution number 264 from the Bermuda Biological Station.

[1] This paper deals mainly with orientation at or near 90° to the plane although cases are known where various species move parallel to the polarization plane, at 45° to the plane or menotactically at angles which may change like compass headings (JANDER 1957, JACOBS-JESSEN 1959). An analysis of some of these other types of orientation in aquatic arthropods will be described elsewhere with Dr. RUDOLF JANDER.

vertical light beam relative to its plane of polarization, might provide the decisive stimulus for the animals' visual orientation. If this were true, then an *extra-ocular* analyzer would be adequate to explain the observed oriented behavior, and no physiological sensitivity to polarized light *per se* need be involved in this instance.

In view of repeated claims that most known responses of arthropods to polarized light are such indirect responses (BAYLOR and SMITH 1958, DE VRIES and KUIPER 1958, KALMUS 1958, BAYLOR 1959) further investigation of the interaction of turbidity and polarization in *Mysidium*'s azimuthal orientation appears highly desirable. Comparative measurements of these relations in *Daphnia* would also be important in helping to generalize our understanding of polarized light responses. Such data on aquatic crustaceans seem particularly to be needed because the original hypothesis of a specific arthropod *intra-ocular* polarization analyzer (VON FRISCH 1948, 1949, 1950; STOCKHAMMER 1956), which has been challenged by the authors cited, was derived from extensive behavioral studies on terrestrial species (for reviews see: VON FRISCH and LINDAUER 1956, STOCKHAMMER 1959, PARDI and PAPI 1960).

Analyses of mechanism have not yet been made in such quantitative detail either in aquatic or terrestrial forms. However, attempts to demonstrate an ocular analyzer failed in several instances (WATERMAN 1959) but seem reasonably consistent with the hypothesis of its presence in others (WATERMAN 1950, 1954a, BAYLOR and SMITH 1953, LÜDTKE 1957). In our present state of knowledge both an uncritical attribution of special polarized light sensitivity to inadequately controlled cases and a sweeping denial of this physiological capability without accounting for well supported behavioral evidence are procedures of doubtful value.

The experiments here reported were planned to answer three specific questions:

1. Does the previously described orientation to polarized light shown by other aquatic animals, like *Daphnia* (BAYLOR and SMITH 1953, ECKERT 1953), vary with the turbidity of the medium as it does in *Mysidium*? BAYLOR and SMITH described persistence of a strong orientation for *Daphnia* in clear water, although most of their observations apparently were made in a deliberately turbid medium. However, data were not provided either on the degree of orientation maintained or on the optical properties of the media employed.

2. Can the observed change of *Mysidium*'s behavior in yeast suspensions be demonstrated to have a purely optical and visual explanation independent of alterations in feeding or locomotor activity which might be evoked by the added material?

3. How does the oriented swimming of *Mysidium* relate to the light scattering properties of various suspensoids whose other characteristics are quite different from yeast?

Acknowledgments. The author is much indebted to a number of people whose assistance has been invaluable: Miss ALLEGRA GENEST for capable help in conducting the experiments, Dr. RUDOLF JANDER for stimulating critical discussions of many of the analytical problems involved, Dr. CHESTER I. BLISS and Dr. HILARY SEAL for statistical advice and assistance, Miss JEAN CALDWELL and Dr. WILLIAM H. SUTCLIFFE, Jr., Director of the Bermuda Biological Station.

B. Experiments on *Daphnia*

I. Procedure. The experimental set up and plan of operation were essentially the same as used previously with *Mysidium* (BAINBRIDGE and WATERMAN 1957). A low voltage ribbon filament projection bulb provided a vertical beam of white light which passed successively through a heat filter, a depolarizer and an adjustable Polaroid which linearly polarized the light almost completely. The irradiance so provided was about 60 lux at the experimental vessel; the latter was a covered cylindrical glass cell, 5 cm in diameter and 2 cm deep. In use this was filled completely so that the cover eliminated the meniscus from the water surface. As a result the reflection and refraction which may occur in this part of the interface and give distinct intensity cues for the plane of polarization were also eliminated. In addition, reflections from the vessel's walls were minimized by a thin matte coating of carbon black in paraffin wax and by appropriate diaphragms to prevent direct illumination of the glass sides.

To record the cladoceran's swimming orientation a single animal was placed in the experimental vessel and its image projected with lenses onto a polar coordinate system normal to the light beam. Here the horizontal direction in which *Daphnia* was facing was recorded at five second intervals until a run of 100 orientations was obtained with a given plane of polarization. Then after a 30 second interval, the polarization plane was changed in randomized order to another of six alternatives (15, 45, 75, 105, 135 and 165° with relation to the reference zero), a second run of 100 measurements made and so on until a set of six runs was completed. In each set of six runs three were made in clear filtered aquarium water and three were made in water made turbid with a yeast suspension. The turbidity and light scattering properties of the latter were not specifically measured but were closely similar to those used to obtain "low turbidity" in earlier *Mysidium* experiments (BAINBRIDGE and WATERMAN 1958) since the suspensions were prepared in the same way.

The present data consist of 18 runs comprising six for each of three individual *Daphnia schodleri* SARS. The 1800 orientations involved are tabulated in angular groups for 15° sectors.

II. Results. When the total *Daphnia* data are considered in terms of their angular distribution relative to the plane of polarization, a marked degree of orientation is obvious. Thirty-six percent of the measurements were within 15° of the plane perpendicular to the *e*-vector. This means that the median plane of the animal's body made angles between 76 and 90° with the plane of polarization 36% of the time. Only 3.2%, on the other hand, were within 15° of the *e*-vector itself. The figures show that intermediate numbers were found facing the other

15° sectors between 0 and 90°. χ^2 for the null hypothesis of no orientation (i.e. random azimuthal directions of swimming) is 1,049.80. This greatly exceeds that signifying a probability (p) less than one in a million.

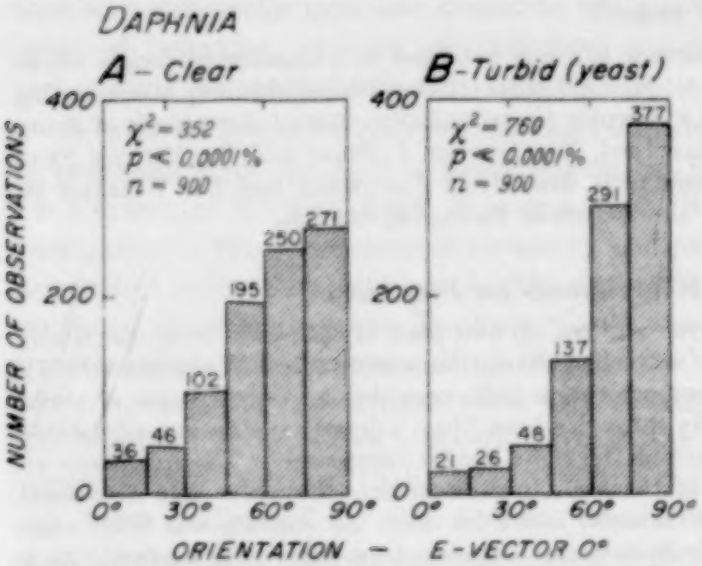


Fig. 1. Orientation of *Daphnia schødleri* relative to the *e*-vector (0°) of a vertical beam of linearly polarized light in clear and turbid media. In both cases the predominance of swimming near 90° to the polarization plane is highly significant statistically but is appreciably greater in the turbid medium

Analyzing the clear and turbid runs separately in the same way demonstrates strong orientation in both relative to the polarized light (Figs. 1 A and 1 B). Again the greatest number of observations are within 15° of perpendicular to the polarization plane and the least within 15° of the plane itself. However, the degree of orientation[1] is higher in turbid water than in clear. Thus 41% of the turbid observations occur within 15° of 90°, but only 30.1% do so in the clear. The corresponding overall difference between the two curves is highly significant since the χ^2 test shows that $p < 0.1\%$.

Table 1. *Daphnia schødleri.* *Orientation asymmetry*

Animal	Run	Medium	Reference plane displacement
1	1	Clear	30° r
	2	Clear	30° r
	3	Clear	15° r
	4	Turbid	0
	5	Turbid	15° r
	6	Turbid	15° r
2	7	Turbid	15° r
	8	Turbid	15° l
	9	Turbid	0
	10	Clear	15° l
	11	Clear	15° l
	12	Clear	15° l
3	13	Clear	30° l
	14	Clear	30° l
	15	Clear	30° l
	16	Turbid	30° l
	17	Turbid	30° l
	18	Turbid	30° l

So far these data for horizontal orientation have been considered only when combined into one quadrant as in the earlier work on *Mysidium*. The strict validity of such a combination depends on an experimental symmetry of the four original quadrants. Further work being done on *Daphnia* in collaboration with Dr. RUDOLF JANDER shows that systematic deviations from

[1] The problem of effectively measuring the degree, or quality, of orientation is discussed below (pp. 154 and 168). For present purposes "degree of orientation" will be defined by the percentage of measurements in the two angular groups closest to the maximum.

such symmetry often occur. Consequently, more detailed analyses of the present data are required.

When the distribution of the 100 measurements for individual *Daphnia* runs is examined through 180°, a curious fact emerges. In only two of the 18 cases does the 90° plane appear to coincide (within 15°) with the peak of the actual distribution. For the other 16 runs, therefore, the 90° plane divides the measurements asymmetrically. This proves that the assumption of symmetry previously made is not entirely valid. Better symmetry can be obtained if the reference plane (and all the angles measured from it) is displaced by an amount which causes the new 90° plane to divide the distribution peak in the middle. This has been done by eye for all the runs (again within 15° limits) and the resulting, apparently optimal, displacements tabulated (Table 1).

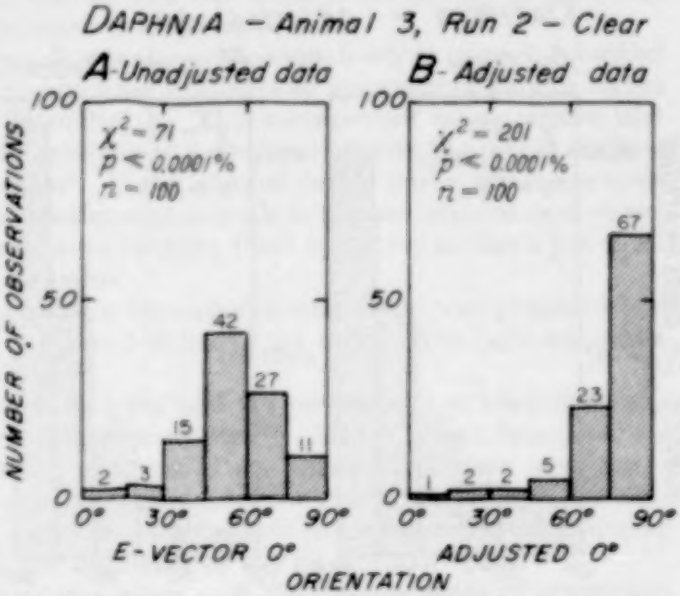


Fig. 2. Example of the effect of adjusting the 0° reference on the apparent orientation in a run of 100 *Daphnia* measurements. Here the χ^2 increases greatly, the degree of orientation is much improved and the position of the maximum shifted. In A the polarization plane is the assumed 0°, in B 0° has been moved 30° to the left to the position of best symmetry for the observations

Note that displacements up to 30° were required and that they were both to the right (clockwise) and to the left (counterclockwise) of the original reference plane. In Animal 3 best symmetry was obtained for all six runs with 30° displacement to the left. The other two animals required different displacements varying from run to run as shown. The effects of such altered angular reference on the combined results in a single quadrant are illustrated in Fig. 2.

This presents one run for Animal 3 in which the reference plane originally assumed produced a distribution with a significant orientation ($\chi^2 = 70.97$, $p \ll 0.0001\%$) having a peak between 45 and 60° (Fig. 2A). If the same data are recombined with the reference 0° displaced 30° to the left, the maximum now appears between 75 and 90° while the apparent degree of orientation is obviously much improved (Fig. 2B). Making comparable adjustments in all runs, as shown in Table 1, results in a corresponding overall improvement in the reliability of the results

(Figs. 1 and 3). Notable increases in the χ^2 are evident for each category shown, but a great gain in the apparent degree of orientation is particularly marked in clear water.

To permit a better quantitative description and more effective statistical evaluation of the present data, an attempt was made to fit the total adjusted measurements of *Daphnia* orientation to a normal distribution curve. However, the oriented responses are considerably more sharply peaked than this, and a χ^2 test shows $p \ll 0.0001\%$ that the observed distribution did not differ significantly from the normal curve. Some further exploration of the best way to analyze such orientation information is described below (p. 168).

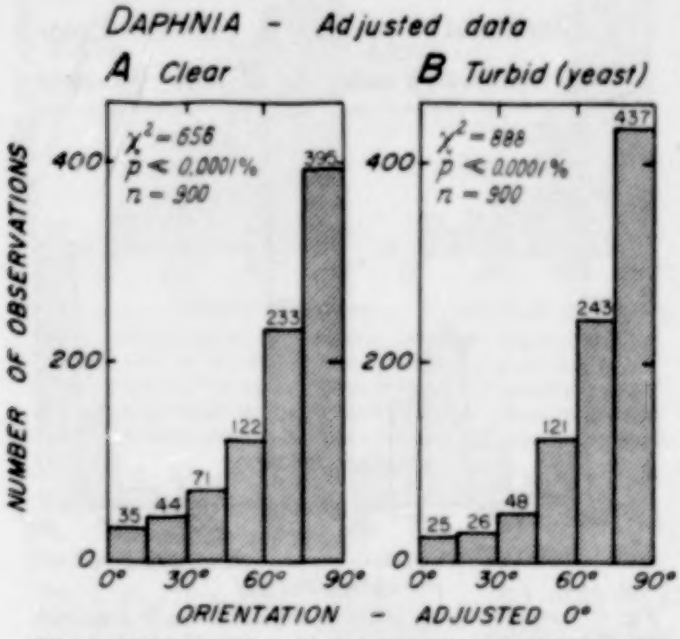


Fig. 3. Effect on the total observations on *Daphnia* of adjusting the reference 0° for best symmetry in each of the 18 runs of 100 measurements (Table 1). Comparison with analysis based on the 0° reference in the polarization plane (Fig. 1) shows that adjustment strongly increases both the apparent degree of orientation in the two categories of data and the probability of their significance. Best orientation still appears in the turbid medium. This figure demonstrates that although there is strong orientation to the polarization pattern, the animal does not usually swim exactly at 90° to the plane

III. Discussion. On the basis of these data question 1 above may be answered affirmatively with a high degree of assurance. Unlike *Mysidium* in earlier experiments, *Daphnia* responds strongly to polarized light by oriented swimming perpendicular to the plane in carefully filtered water. But increasing the turbidity of the medium definitely improves this orientation in both crustaceans.

The observed effects of the reference plane's position on data analysis seem to have several important consequences. First, *Daphnia schødleri*, while it responds vigorously to polarized light, does not usually orient exactly perpendicularly to the plane of a vertical beam of linear light. Significant deviations of as much as 30° may be present at certain times or in particular individual animals. Second, reference to the observed peak in the distribution curve for swimming directions, rather than an assumed maximum at 90° to the *e*-vector, proves that *Daphnia*'s response to polarized light is even better in quality than initial analysis indicated. Third, the clear demonstration of frequent asymmetry in the polarized

light response of *Daphnia* raises interesting questions about its origin and behavioral significance, which are discussed below (p. 170).

C. Experiments on *Mysidium*

I. Procedure. For the experiments on the mysid the basic set up and experimental design were similar to those described above for *Daphnia*. However, certain important differences were introduced. In the first place the experimental vessel consisted of two concentric cylindrical chambers of transparent plastic. These were 24 mm deep and 50 and 100 mm in inside diameters respectively. The walls of the outer vessel were thinly coated with flat black paint and direct light was screened from them by an appropriate diaphragm.

In use a single *Mysidium gracile* was allowed to swim freely in carefully clarified sea water in the center compartment while similar clear sea water or various turbid media filled the outer ring surrounding it. This arrangement made certain that behavioral changes which might arise due to direct contact with the turbid medium could not influence the orientation[1]. It also allowed turbid media which are toxic or otherwise deleterious to the experimental animals to be used without such consequences. In all cases both vessels were carefully filled to the top so that a flat cover would entirely eliminate the meniscus.

The incident vertical irradiance in the experimental vessel was produced and controlled as above; its level was about 50 lux at the vessel. The light was white and nearly 100% linearly polarized.

The number of measurements in a run and the precise way of controlling any asymmetries not due to polarized light were slightly different from those used for *Daphnia*. As before, six different positions of the polarization plane were tested in randomized order. Ten recordings were made, one every five seconds, for each of six angles, tested twice for each run. A 30 second pause separated the changing of the polarization angle and the beginning of the orientation record.

The result of this procedure was a series of 120 measurements of orientation for each run, so constituted as to be more amenable to statistical treatment than the data for *Daphnia*. The actual recordings were made, as in our original *Mysidium* experiments (BAINBRIDGE and WATERMAN 1957), by marking the horizontal direction of the mysid's longitudinal axis projected onto a sheet of paper. Angles were then obtained from this record by measurement with a protractor. Angular groups were tabulated for 10° intervals over a range of 180°.

Altogether 11 pairs of runs were made on as many individual mysids. In each of the first eight pairs, clear sea water was compared with a suspension of a particular strongly scattering substance. Then in the succeeding three pairs the latter was compared in its orienting effect with three other turbid media. The total results here reported thus comprise 1,920 measurements comparing the orientation of eight individual mysids in clear and turbid media plus 720 angular positions under other optical conditions.

II. Optics of the turbid media. Two types of measurement were made in the present series of *Mysidium* experiments to provide adequate knowledge of the optical properties of the various media. To begin with, media were made up to particular optical densities by measurements with a Klett-Summerson spectrophotometer. This information allowed both the accurate repetition of experiments

[1] It is well known, for instance, that food juices in the medium increase the effect of the dorsal light reflex on the spatial orientation of the teleost *Pterophyllum scalare* (VON HOLST 1950). Suspended yeast might have comparable effects on a swimming filter-feeding crustacean.

Table 2. *Optical properties of media*

Medium	Optical density (Klett-Summerson)	Turbidity (Brice-Phoenix)	Scattering normal to beam (related to polarization plane)				Experiment
			0°	45°	90°	$\beta_{90°}/\beta_{0°}$	
Distilled water	0	8×10^{-5}/cm	27[1]	80[1]	129[1]	4.78	Used for all suspensions
Filtered sea water	0	34×10^{-5}/cm	123	276	436	3.55	Animals 1—8
Turbid sea water	0.018	—	—	—	—	—	Animal 9
Yeast (powdered)	0.032	1180×10^{-5}/cm	1,860	4,690	7,690	4.13	Animal 11
Polystyrene (nominally 0.34 μ spheres)	0.032	1350×10^{-5}/cm	5,920	8,660	10,900	1.84	Animal 10
Colloidal silica (Ludox) (nominally 200 Å spheres)	0.018	4280×10^{-5}/cm	—	—	—	—	Animal 9
Colloidal silica (Ludox)	0.032	5420×10^{-5}/cm	2,320	40,200	74,000	31.9	Animals 1—8, 10, 11

[1] Numbers in these columns are relative scattered radiant intensities.

with the same medium and the comparison of different media having the same optical densities determined in this way.

Then a supplementary study was made of the light scattering by the various media as determined with a Brice-Phoenix photometer. Turbidities obtained with this instrument checked with the optical densities measured with the other photometer only for Ludox suspensions whose particles are merely a fraction of the wavelength of the light used. Media with large particles gave disparate results as would be expected from the quite different optical paths and photometric elements in the two instruments. However, the Brice-Phoenix photometer permits accurate measurement of the light intensities scattered in various directions normal to a beam of linearly polarized light. In the present biological context this is the most critical information since the absolute amount of scattering and the ratio of its maximum to minimum ($\beta_{90°}/\beta_{0°}$) in various horizontal directions are the parameters most likely to be relevant to orientation.

In all, six different media were studied. Distilled water, which was used to make up the various suspensions. Sea water repeatedly filtered through a porcelain candle. Turbid sea water containing much suspended fine mineral matter produced by tidal scouring of a narrow channel. A suspension of polystyrene[1] spheres nominally 0.34 μ in diameter. A suspension of dried yeast powder similar to that

[1] Kindly supplied by the Dow Chemical Co.

used in earlier studies. A colloidal suspension of silica spheres (Ludox) reported to have diameters of 200 Å (STACEY 1956). Their optical properties are given in Table 2 for the concentrations used.

While these data bear an important relation to the observed behavior, a high degree of precision cannot be assigned to them. In the first place, some settling of suspended matter occurred during the course of experiments, particularly for the yeast whose optical density, checked at the end, sometimes decreased 30% for this reason. Also a few scattering particles were inevitably introduced into the clear sea water in the central compartment with or on the mysid. Note, too, that residual background light in the animal's visual field would decrease the relative energies in any superimposed intensity pattern and hence decrease the apparent $\beta_{90°}/\beta_{0°}$, an effect which would be greatest in the clearest media.

Among the different media used the turbidity varies by a factor of more than 150 while the differential scattering of polarized light ranges only over a factor of about 20. But even though the most turbid medium (Ludox) also has the highest scattering ratio, the one with the smallest scattering ratio (polystyrene) is at the same time one of the most turbid. These facts indicate a wide range of relative as well as absolute scattering and hence of the contrast between pattern and background in the horizontal light distribution.

III. Results. The horizontal direction of *Mysidium*'s swimming for a total of 2,640 measurements on 11 animals shows a highly significant degree of orientation relative to the polarization plane. The maximum number of animals in any angular group was between 80 and 90° of the plane of polarization, but the minimum number occurred between 10 and 20° of the e-vector rather than between 0 and 10°. This suggests a secondary preferred orientation in the plane since $p < 2.5\%$ that the 0—10° and 10—20° groups are drawn from the same population.

However, the same kind of relation found in some of the *Daphnia* runs proved to be dependent on the orientation's asymmetry to the arbitrarily chosen reference plane. When asymmetry was eliminated by moving the reference zero, this suggestion of a second, if minor, direction of orientation disappeared. Before proceeding further with the analysis of the *Mysidium* results, the possibility of a similar asymmetry relative to the plane of polarization should, therefore, be checked.

Since the present data were recorded over 180°, a direct quantitative test for asymmetry was possible by determining whether orientation to the right and left of the 90° plane occurred with equal frequency. In the total of 22 runs made four showed asymmetry marked enough to be statistically significant while ten others were improved in symmetry if the reference zero was shifted 10 or 20° right or left in the different cases (Table 3). Hence in six cases orientation was closest to the plane of the h-vector while in 16 its peak was in some other plane. Examples of the angular distributions within runs in original and adjusted curves are shown in Fig. 4. The effects of such adjustment on the angular distribution, when all the data are put in one quadrant, or when data from more

Table 3. *Mysidium gracile. Orientation asymmetry*

Animal	Run	Medium in outer vessel	Reference plane displacement
1	1	Ludox (O.D. 0.032)	0
	2	Clear	10° l
2	3	Clear	10° r
	4	Ludox (O.D. 0.032)	10° r
3	5	Clear	10° r
	6	Ludox (O.D. 0.032)	0
4	7	Ludox (O.D. 0.032)	10° r
	8	Clear	0
5	9	Clear	20° r
	10	Ludox (O.D. 0.032)	20° r
6	11	Ludox (O.D. 0.032)	20° r
	12	Clear	0
7	13	Ludox (O.D. 0.032)	10° r
	14	Clear	10° l
8	15	Clear	0
	16	Ludox (O.D. 0.032)	10° r
9	17	Turbid sea water (O.D. 0.018)	0
	18	Ludox (O.D. 0.018)	10° l
10	19	Ludox (O.D. 0.032)	10° r
	20	Polystyrene (O.D. 0.032)	10° r
11	21	Ludox (O.D. 0.032)	10° l
	22	Yeast (O.D. 0.032)	0

Table 4. *Mysidium gracile. Effect of adjustment and combination on* χ^2

	Unadjusted	Adjusted
Animal 5, Run 10		
18 orientation angles . .	60.27	60.27
9 angles in 90°	25.06	52.51
Animal 11, Run 21		
18 angles in 180°	98.05	98.05
9 angles in 90°	76.67	93.02
Animals 1—8 (clear)		
18 angles in 180°	44.70	41.89
9 angles in 90°	20.32	32.71
Animals 1—8 (Ludox O.D. 0.032)		
18 angles in 180°	413.35	440.95
9 angles in 90°	330.66	430.59
Animals 1—8 (total)		
18 angles in 180°	310.96	337.02
9 angles in 90°	246.39	324.59
Animals 1—11 (total)		
18 angles in 180°	458.17	498.80
9 angles in 90°	406.48	485.48

than one run are combined, may be striking (Fig. 5). With one exception[1] all of the poolings of runs and animals showed increases, often very large, in the degree of orientation apparent after zero reference adjustment for each run (Table 4). Consequently, unadjusted curves will be considered further only to compare the *Mysidium* results with those for *Daphnia*; otherwise the remaining analysis will deal with runs for which the zero reference has been adjusted (to the nearest 10°) for optimal symmetry around the 90° plane.

Although the experiments were not designed especially to study this phenomenon in detail, examination of the reference plane displacements necessary to produce optimal symmetry show some additional interesting relations. In the 11 animals tested the preponderance of "handedness" was to the right since adding the

[1] In the case of the relatively weakly oriented runs of Animals 1—8 with clear sea water the χ^2 of the adjusted runs did not differ significantly from that unadjusted.

reference displacements gives 140° to the right and only 40° to the left. Five of the eight runs with turbid media were off center, too. However, statistically significant asymmetries occurred only in the most turbid medium (pp. 161—162).

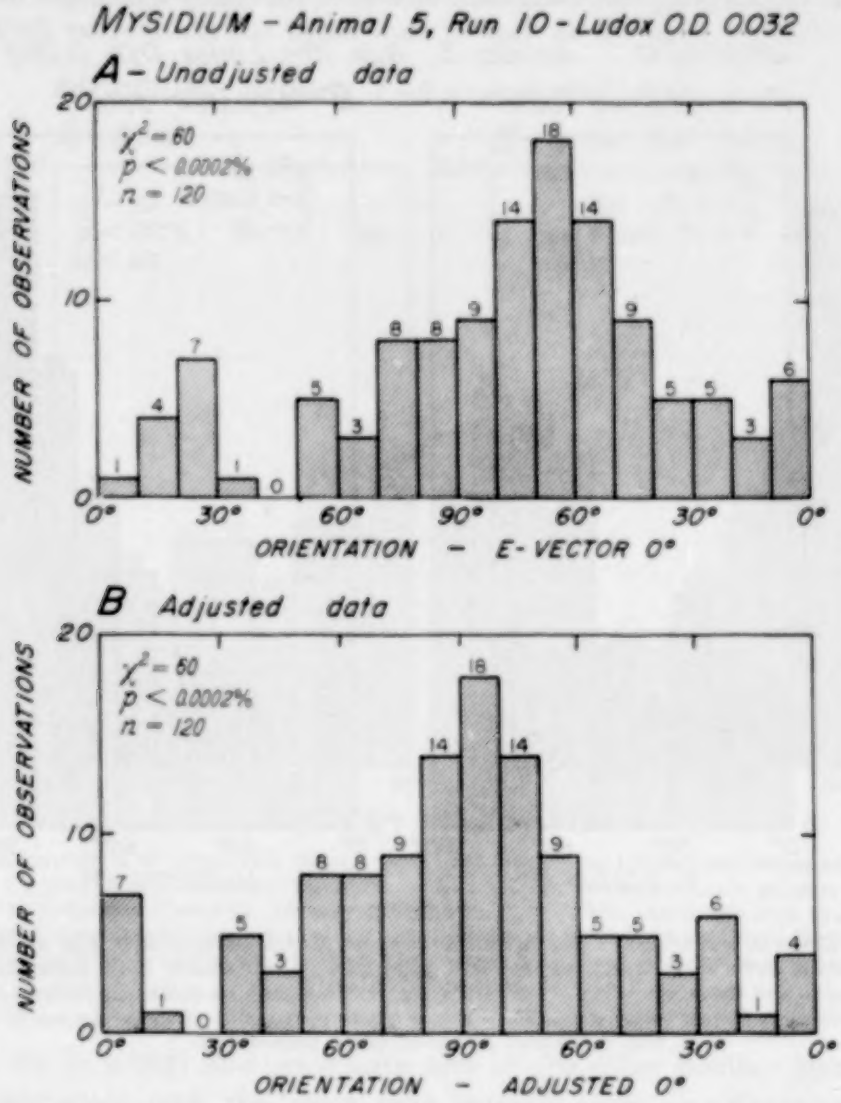


Fig. 4. Effect of adjusting the reference 0° for *Mysidium* orientation to the plane of best symmetry (within 10° steps) for one run of 120 observations. In B the reference 0° was moved 20° to the right. In this case the data have not been combined into a single quadrant. Hence the symmetry concerned is more obvious than when such combinations have been made (Figs. 2, 3, 5 and 6)

No broad generalities can be made about the right or left "handedness" of the 11 particular animals used. In the paired runs with each individual, three showed two deviations to the right while four had one deviant right. None tended left in both trials although three did so in one. Animal 7 showed right deviation in one trial and left in the other. The implications of these facts are discussed below (p. 170).

Having digressed to show that *Mysidium* data, like those for *Daphnia*, can be more effectively analyzed for polarized light orientation by reference to an observed rather than an assumed plane of symmetry, the presentation of more general results, started above, may now be resumed. For an analysis of the basic effects of turbidity the major data are

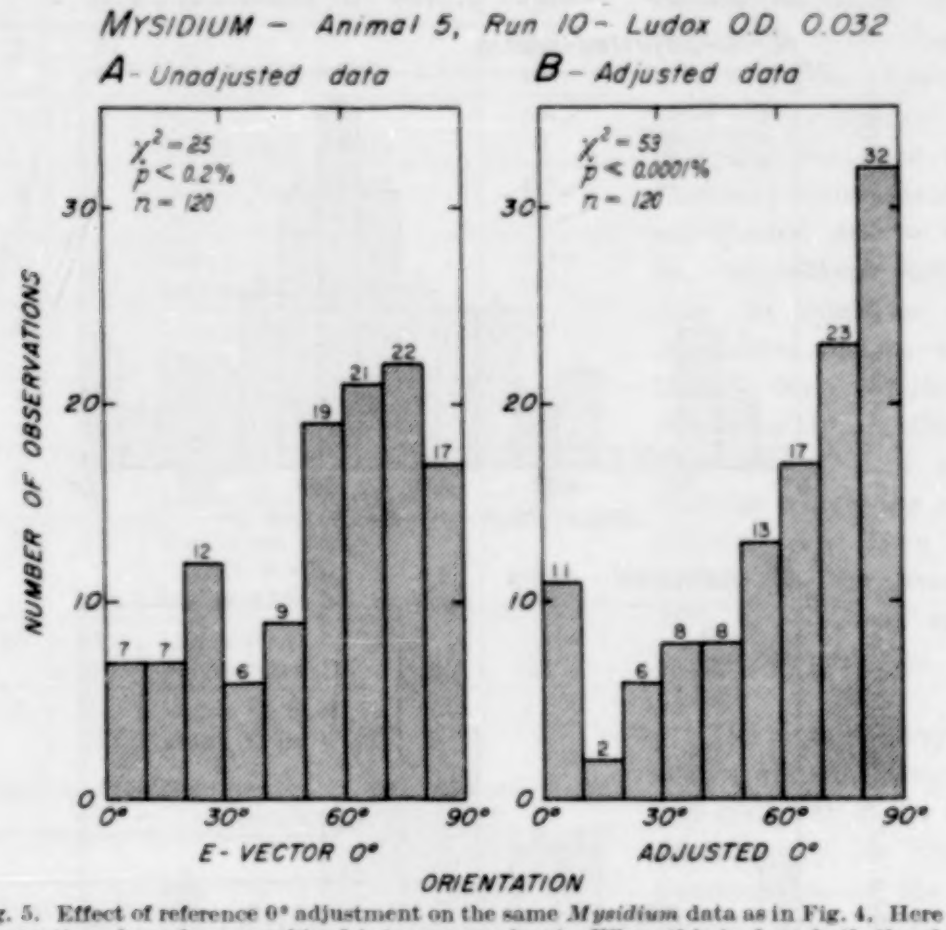


Fig. 5. Effect of reference 0° adjustment on the same *Mysidium* data as in Fig. 4. Here the observations have been combined into one quadrant. When this is done both the shape of the curve and the probability of statistical significance may be markedly influenced; this is in contrast to the situation graphed in Fig. 4 where movement of the reference 0° clearly will not affect either of these parameters

the first 16 paired runs made with Animals 1—8 to compare the clearest and the most turbid media.

These runs show a highly significant orientation to the polarization plane with 22.4% of the observations being within 10° of the 90° adjusted reference plane. The degree of orientation is less here than in the total *Mysidium* results because, as will be seen below, the proportion of runs with low degrees of orientation was higher in this series than in the overall data. Dividing these eight pairs of runs into a clear series and a turbid one shows a marked difference between them (Fig. 6). In both there is highly statistically significant evidence for orientation near 90°

to the plane of polarization, but in the runs with clear sea water the proportion of data in other bearings is much greater than with Ludox.

A subgroup of these runs which is of particular interest contains those four cases in which the asymmetry of the data relative to 90° to the e-vector was so great as to be statistically significant (Runs 4, 7, 10, 13). A striking correlation for these four is that all of them occurred with

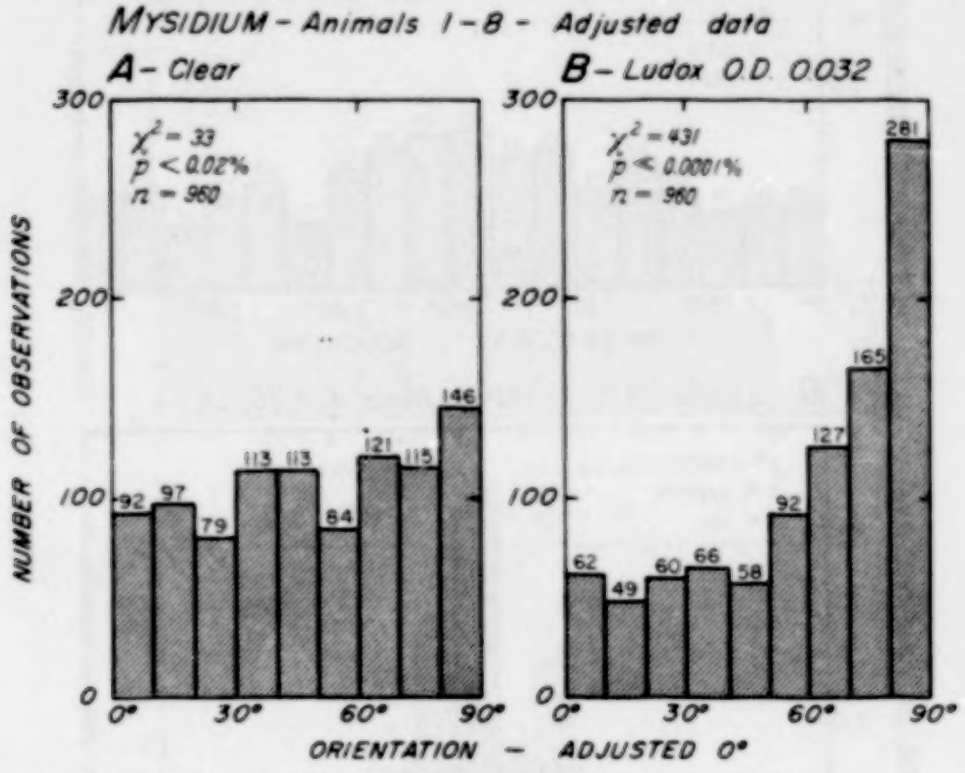


Fig. 6. Orientation of *Mysidium* to polarized light with clear filtered sea water and with Ludox, a highly turbid colloidal suspension with a large scattering ratio relative to the plane of polarization (Table 2). Data for Animals 1—8, $n = 1920$. Although both conditions show highly significant orientation, it is much better with the turbid medium. Comparison with *Daphnia* (Fig. 3) shows that its possible amount of random orientation is notably less than for *Mysidium*

Ludox (O.D. 0.032) and none with any of the other media. Matching sea water runs with the same four animals show significant orientation at the 0.5% level but only 16.5% of the measurements were within 10° of the adjusted 90° plane (Fig. 7). With Ludox (O. D. 0.032) the orientation was much more sharply localized so that 37.3% of the measurements fell within 10° of the reference 90° plane. For *Mysidium* with Ludox 45% of the data lie within 15° of the reference 90° plane compared with 49% for *Daphnia* orienting in the turbid yeast suspension (Fig. 3 B). The correlation of the best polarized light orientation for *Mysidium* with those cases where the most marked asymmetry of orientation to polarized light occurred is a point to be borne in mind.

However, this may merely demonstrate that the orientation peak for *Mysidium* can be located with sufficient accuracy only under optimal conditions.

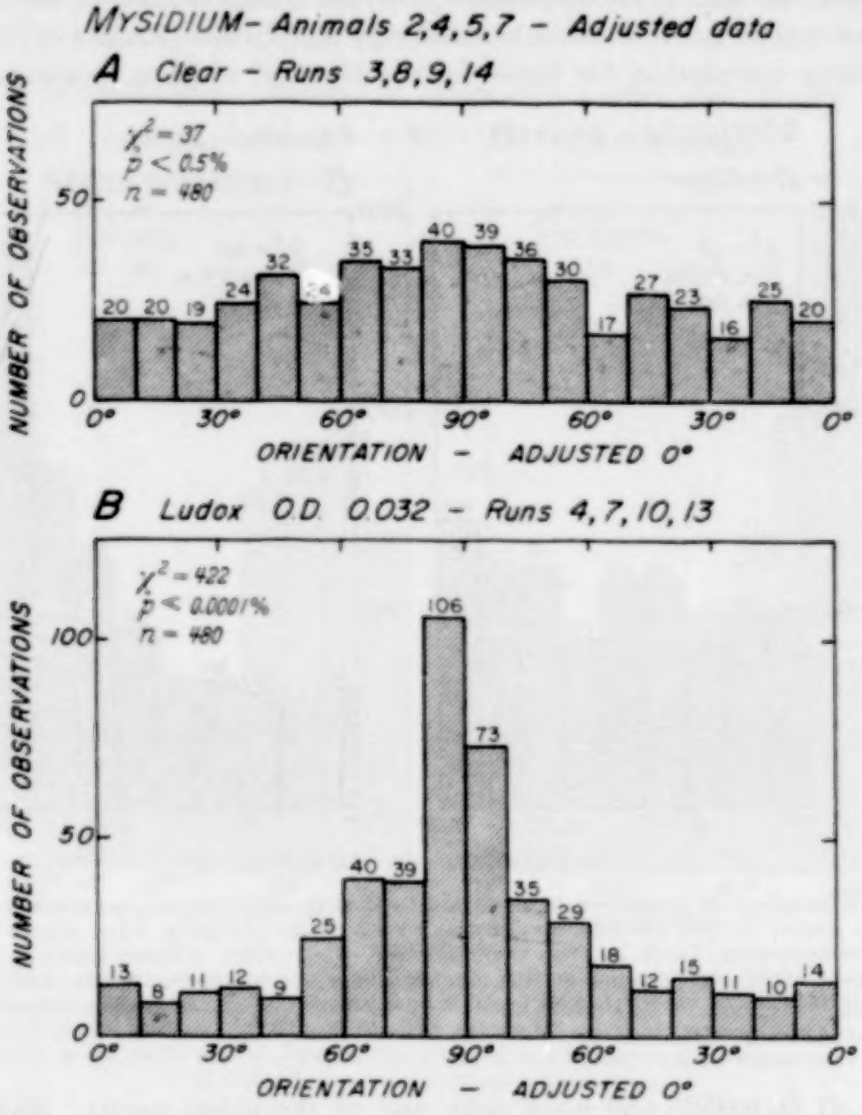


Fig. 7. Four pairs of runs from *Mysidium* data from Animals 1—8 selected for showing orientation by animals having statistically significant asymmetry of orientation to the *e*-vector ($n = 960$). Here the orientation is significant under both clear and turbid conditions but a great improvement is evident with Ludox which here induced a high degree of orientation for *Mysidium*

Note that in both Figs. 7A and B there is some indication of 45° orientation peaks, but these are not statistically significant. In the turbid medium a slight but statistically insignificant peak also appears within 10° of the 0° plane.

In addition to these major data comparing clear sea water and Ludox, there remain three paired comparisons of responses to other

media. A single mysid was used for each pair, and one run of 120 readings was made under each condition. In the comparison of naturally turbid sea water with Ludox of the same optical density measured by the Klett-Summerson photometer (Fig. 8) significant orientation ($p < 2.5\%$)

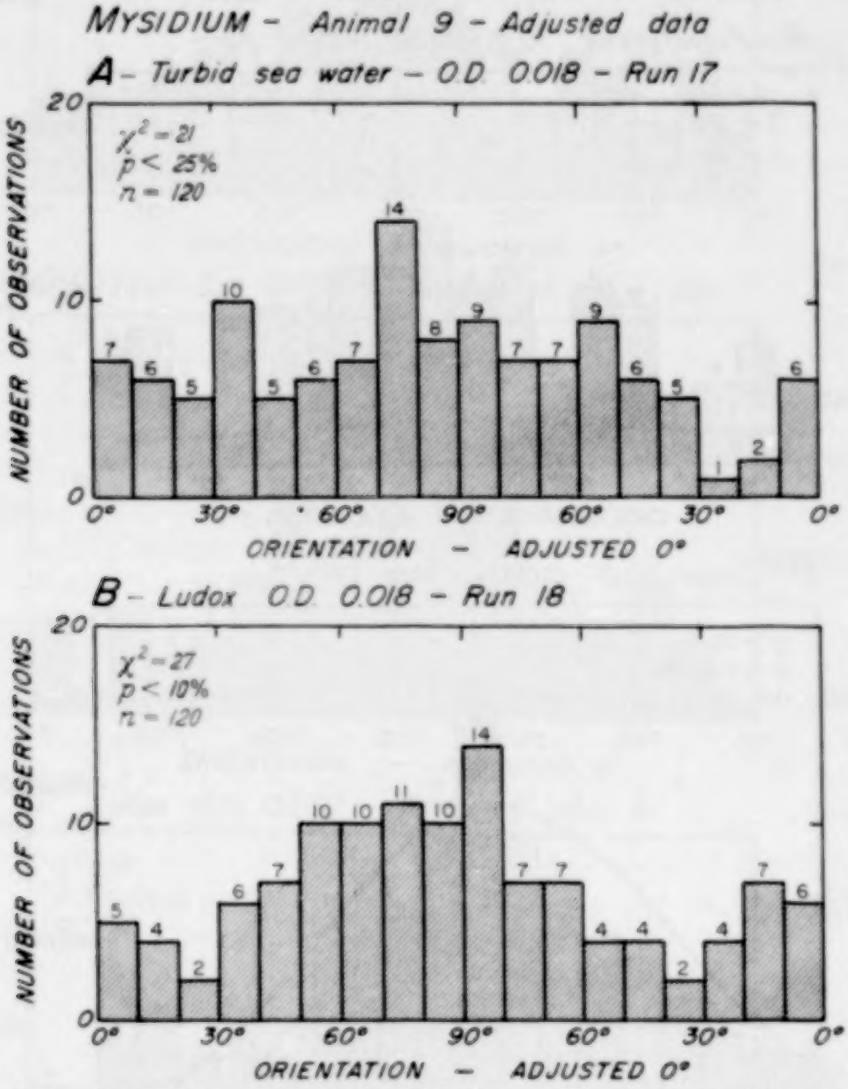


Fig. 8. Comparison of the orientation of *Mysidium* with naturally turbid sea water (A) and with Ludox (B) of the same optical density measured in a Klett-Summerson spectrophotometer. Neither run made with one mysid has a significant χ^2 when plotted for 18 points over 18°. But for Ludox $p < 2.5\%$ when analyzed for 9 points in 90° and $p < 0.1\%$ for 3 points in 90°; for the turbid sea water $p < 2.5\%$ if analyzed for 3 points in 90°. Differences between the two curves are not statistically significant

appears for the turbid sea water results only when these are pooled in one quadrant and considered in 30° angular groups. But for the matching Ludox run significant orientation ($p < 2.5\%$) appears for one quadrant divided into 10° angular groups. The differences between the paired curves are not significant, however, for any of these three groupings of the data.

In the case of polystyrene and Ludox (Fig. 9) of the same optical density, the latter again produced stronger orientation to the 90° reference plane (29.2% of the measurements were within 10° of this

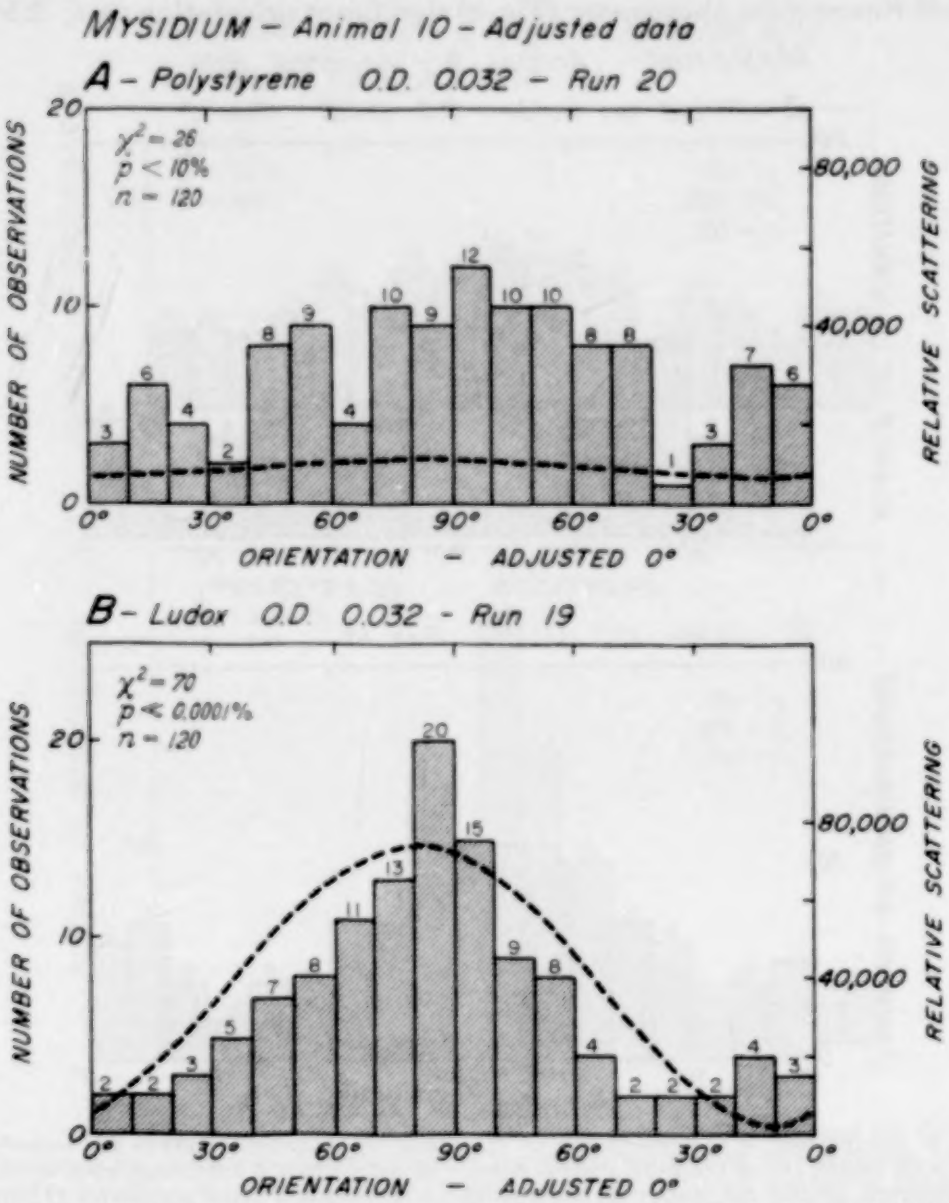


Fig. 9. Comparison of the orientation of *Mysidium* with polystyrene suspension (A) and Ludox suspension (B) of the same optical density measured in a Klett-Summerson spectrophotometer. The χ^2 for the polystyrene becomes significant ($p < 1\%$) when the data are combined into 9 points over 90°. Differences between the two curves are highly significant statistically. In this figure and in Fig. 10 the relative scattered horizontal light intensities at different angles to the polarization plane are plotted for the different media employed (Table 2). The responses recorded here suggest that the scattering ratio ($\beta_{90°}/\beta_{0°}$) must be sufficiently large to affect orientation since the polystyrene is highly turbid but has a low ratio

plane) than did the former (18.4% of the measurements within 10° of the 90° reference). Statistically significant orientation ($p < 0.1\%$) appears in the Ludox case for 10° angular groups ranged over 180°, but

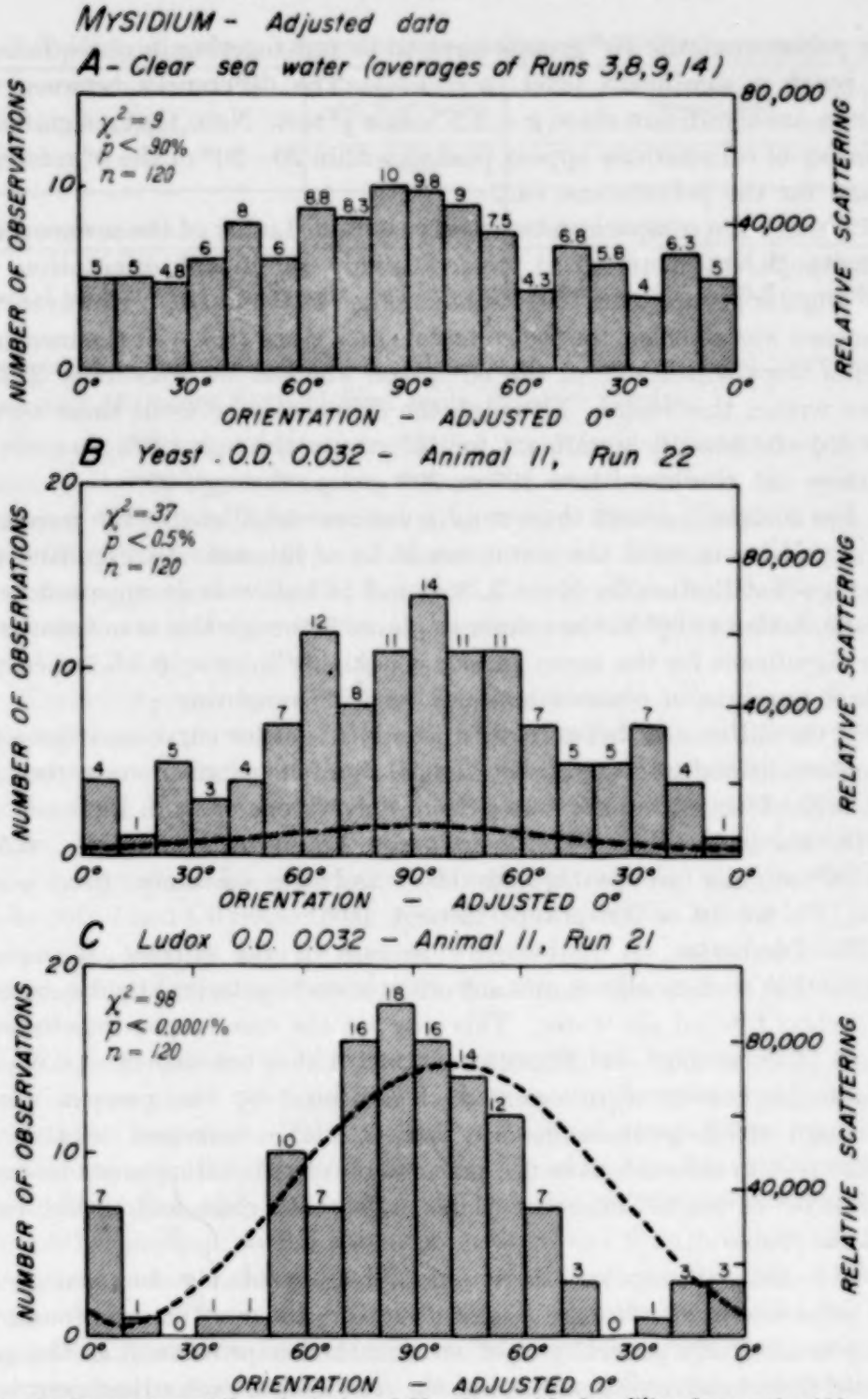


Fig. 10. Comparison of the orientation of *Mysidium* with clear filtered sea water (A), yeast suspension (B) and Ludox (C) in which the optical densities of the last two were the same when measured by the Klett-Summerson spectrophotometer. Note that the light scattering by the clear water (only 436 at 90°) is so low that it cannot be plotted on the same scale needed for the other two (yeast 7,690 and Ludox 74,000 at 90° to the plane). Since yeast and the clear water have about the same scattering ratios, A and B suggest that the turbidity must reach a certain level before the ratio has a strong effect. Note that although the average data in A do not indicate significant orientation, the totals of the original four runs have a χ^2 of 37 and $p < 0.5\%$. Differences between the three response curves are all statistically significant

for polystyrene the 10° groups have to be put together in one quadrant to reach a significant level ($p < 1\%$). The differences between the curves are significant since $p < 2.5\%$ in a χ^2 test. Note that a significant number of orientations appear peaked within 20—30° of the 0° reference plane for the polystyrene run.

Finally the comparison between yeast and Ludox of the same optical density (Klett-Summerson) yielded highly significant orientation for 10° angular groups over 180° for both (Figs. 10B and 10C). However, the response was stronger for the colloidal silica since 28.4% of the measurements were within 10° of the 90° plane whereas for yeast only 21.5% were within this range. Although the differences between these curves are not statistically significant for 10° groups through 180°, they are so if these are combined into 10° or 30° groups through 90°.

For comparison with these runs in various turbid media, the responses of *Mysidium* in clear sea water would be of interest. In Fig. 10A the average distribution for Runs 3, 8, 9 and 14 indicates an apparent peak of orientation at 90° to the reference plane. Although this is not statistically significant for the mean values, it is highly so ($p < 0.5\%$) when the actual numbers of observations are used in computing χ^2.

If the differences between this filtered sea water curve and those for other conditions are tested for statistical significance, clear sea water does not differ from turbid sea water, from polystyrene or from Ludox O. D. 0.018. But it does differ significantly from Ludox O. D. 0.032 ($p < 0.5\%$ for 10° angular groups through 180°) and, less certainly, from yeast ($p < 5\%$ for 10 or 30° groups through 90°).

IV. Discussion. A noteworthy feature of the current *Mysidium* data is that statistically significant orientation to polarized light occurred with clear filtered sea water. This was not the case in previous experiments (BAINBRIDGE and WATERMAN 1958) but is one aspect of a considerable improvement in orientation indicated by the present work. Although strict comparisons are difficult, large increases relative to earlier results are evident in the percentages of orientation now observed within 10° of the 90° reference plane under both clear and turbid conditions (Table 5).

The stronger responses here reported are probably due mainly to the adjustment of reference angles described above. This was found in the present study generally to effect a marked improvement in the polarized light behavior apparent, but the relevance of such adjustment was not appreciated in earlier analyses of *Mysidium* behavior. In addition, the present double experimental vessel provides higher intensities of horizontally scattered light in all directions because of its extra outside section which would increase the available scattering volume of the medium by a factor of three. Also, the present experimental design was

Table 5. *Mysidium. Percent responses within 10° of 90° reference plane*

Condition	Bainbridge and Waterman 1958	Present data	
	Totals	1	2
Clear sea water	11.8 ($n = 1666$)	16.5 ($n = 480$)	15.2 ($n = 960$)
Turbid sea water	yeast 15.1 ($n = 2307$)	yeast 21.6 ($n = 120$)	Ludox 29.3 ($n = 960$)

somewhat better for analytical purposes than the one used previously and may therefore have yielded more decisive results.

The significant orientation relative to polarized light in optically clean water makes it desirable to consider more carefully the relation between differential light scattering by various media (Table 2) and the orientation responses. The optical measurements for some of the media tested are graphed with the biological data in Figs. 9 and 10; on the same ordinate scale the scattering by clear sea water is so small that it could not be plotted (Table 2).

Turbidity alone does not seem to have a decisive influence since clear sea water and polystyrene did not have significantly different effects on behavior in single runs even though the latter's turbidity, measured in the Brice-Phoenix photometer, was about 40× that of the clear sea water. In addition, responses to Ludox differed significantly from those to polystyrene and to yeast even though the ratios of their turbidities were only 4 and 4.6 respectively. On the other hand the less turbid Ludox suspension used in Run 18 was more than 100× as turbid as clear sea water yet the response curves with the two media do not differ significantly.

Similarly differential horizontal scattering of light relative to the polarization plane does not itself show a simple relationship to the orientation responses. Thus of the five pairs of comparisons where the curves are significantly different, four involve significant orientation to Ludox with $\beta_{90°}/\beta_{0°} > 30$ paired with the absence of significant response to another medium with a scattering ratio of less than 4.5. Yet the fifth comparison shows that yeast ($\beta_{90°}/\beta_{0°} = 4.13$) is significantly different from clear sea water ($\beta_{90°}/\beta_{0°} = 3.55$). It should be recalled in this connection that even molecular water will scatter several times as much light perpendicular as parallel to the plane of a collimated polarized light beam.

The present data show that to induce significant orientation with population samples of single runs of 100 measurements, both the background level of scattered light and the intensity of the light pattern scattered relative to the polarization plane are important: one or both

of these optical parameters must be large. As in intensity discrimination in general, differences (ΔI) must be sensed by the organism in relation to the background level (I) on which they are superimposed. However, with more extensive sampling highly significant orientation to clear sea water appears despite its very low turbidity and a moderate scattering ratio (Figs. 6A and 7A).

D. Comparisons and Conclusions

For comparative purposes some good quantitative means of describing the type and degree of orientation found in a given experiment is highly desirable. The basic problem here is a difficult one, however, since the distinction between precision of orientation, amount of time spent orienting by an individual and proportion responding at all in a group of animals, is not easy to make from available evidence. Certainly, the amount of non-oriented swimming which may possibly be present varies considerably with different animals and different conditions (Figs. 3 and 6). An attempt to fit the *Daphnia* data to a normal distribution curve has been described above; a similar effort with the *Mysidium* measurements proved that these, too, follow a distinctly different function.

The *Mysidium* data were also fitted to a sine function, at the suggestion of Dr. C. I. BLISS, and statistically tested for goodness of fit by the method of periodic regression (BLISS 1958). If it could be effectively applied, this would be a particularly useful technique for comparing various experimental conditions and various kinds of animals. The amplitude of the sine wave would provide a rather general numerical evaluation for the degree of orientation while the position of the maximum would clearly define the data's plane of symmetry. Unfortunately, however, the sine function derived from the square roots of the present raw data did not produce a good enough fit to be statistically satisfactory[1]. Certainly the addition of higher order terms of a Fourier series would eventually provide a model with an adequate fit, but for the present purposes this did not seem warranted. However, such an approach may prove later to be a fruitful one for the statistical problem of analyzing orientation data in general.

Failing a more elegant method, the degree of orientation of *Daphnia* and *Mysidium* may, as above, be crudely compared by considering the percentage of orientation close to the 90° reference plane (Table 6). In addition to leaving much of the available information out of consideration, this method entails two other difficulties. Because measurements were made in 15° angular groups for *Daphnia*, the *Mysidium* distribution

[1] The author is most grateful to Dr. BLISS for actually carrying out the required analysis of variance to test this point.

has for comparison to be estimated for 15° groups from the 10° steps measured. Also the table is not well balanced since the various classes to be compared contain, as in Table 5, markedly different numbers of measurements.

Table 6. *Daphnia and Mysidium. Percent responses within 15° of 90° reference plane*

Condition	*Daphnia*	*Mysidium*	
		1	2
Clear sea water	44 ($n = 900$)	23.7 ($n = 480$)	21.4 ($n = 960$)
Turbid sea water	yeast 49 ($n = 900$)	yeast 29.3 ($n = 120$)	Ludox 38.0 ($n = 960$)

But judged within these limitations, *Mysidium*'s orientation to polarized light in clear water may be seen to be only about half as good as that of *Daphnia*. Yet *Mysidium* increased its degree of orientation by 28% when yeast was added to the medium in the outer vessel whereas for *Daphnia* the corresponding improvement was only 11.4%. Replacing yeast with Ludox effects a still further 29.7% increase in the degree of orientation for *Mysidium*. Despite these considerable improvements, however, its responses, even in this highly turbid medium with a strong scattering ratio relative to the polarization plane, show a definitely smaller degree of orientation than *Daphnia* in clear filtered water with very low turbidity and moderate scattering ratio. However, some insight into the reasons for this is required before its importance can be assessed.

The fact that both *Daphnia* and *Mysidium* thus show highly significant swimming orientation to polarized light in such a clear medium as water suggests, but does not unequivocally prove, that despite their taxonomic remoteness and their quite distinct types of compound eyes (Waterman 1960) both crustaceans have a sensory mechanism for polarized light orientation which is independent of intensity cues provided by the horizontal light patterns. The present data for *Mysidium* also indicate that the observed modifications of these basic responses by turbid media are visual in origin and not brought about by some other means.

Furthermore, the current experiments, as well as the great body of information already available on phototactic reactions in general, demonstrate that horizontal light patterns whether originating from light scattered by the medium or otherwise, do influence oriented swimming. One would, therefore, expect responses of arthropods in polarized light to arise from complex physiological interactions of the polarization and the light intensity pattern. Such an interaction may be suggested

by the orientation peaks nearly parallel to the polarization plane for *Mysidium* surrounded by a polystyrene suspension (Fig. 9A). These peaks could somehow result from the marked turbidity of this medium combined with its low scattering ratio relative to the plane of polarization. The horizontal light pattern in this case would be characterized by a high background level and by weak differential scattering induced by the polarization.

A number of experiments designed to prove more specifically the presence and nature of such interactions have already been carried out on *Daphnia* and *Mysidium*; others are currently in progress on a variety of aquatic arthropods. Demonstration of the probable significance of these crustacean responses for their spatial orientation in the naturally occurring patterns of underwater polarization and light distribution (IVANOFF and WATERMAN 1958a, 1958b; TYLER 1960) awaits further investigation. These matters have been discussed previously (WATERMAN 1954b, 1958, 1959) and some beginnings made in their study (BAINBRIDGE and WATERMAN 1957).

The asymmetry usually present in the polarized light orientation of both crustaceans studied is of particular interest. At present little can be said about which of the many possible levels of origin are involved. However, the lack of symmetry cannot result directly from any systematic extraneous asymmetry. Some one-sided aspect of the animal's behavior relative to the polarization pattern must be involved. This is apparently an instance of crustacean right or left "handedness" at some level yet to be discovered. Nevertheless, the fact that most individual *Daphnia* and *Mysidium* showed different asymmetries in successive runs (Tables 1 and 3) implies that crude mechanical factors, such as missing setae on swimming appendages, cannot be the decisive element involved.

On the other hand, asymmetrical orientation to the plane of polarization reinforces the idea that polarized light orientation is not the same as a tactic response in which an animal swims directly toward or away from a light source. On the other hand, the fact that statistically significant asymmetry for *Mysidium* occurred only in the most turbid medium, with by far the highest scattering ratio relative to the polarization plane, suggests that the reactions to light pattern must be correlated with those directly effected by the polarization plane. This clearly occurs in menotactic behavior of bees (VON FRISCH and LINDAUER 1954), wasps (JACOBS-JESSEN 1959), ants (VOWLES 1954, JANDER 1957) and spiders (GÖRNER 1958).

The possibility that the observed crustacean responses are related to telotactic or menotactic reactions involves important consequences for the animals' spatial orientation in nature. It also re-emphasizes the central function of cybernetic control even in relatively simple oriented behavior (JANDER 1957, 1959).

Zusammenfassung

1. *Daphnia schodleri* zeigt selbst in mehrfach gefiltertem Wasser starke Richtungsorientierung in der Horizontalebene, wenn von oben linear polarisiertes Licht einfällt. Eine mäßige Verbesserung des Orientierungsgrades erreicht man durch trüben des Wassers mit Hefepulver.

2. *Mysidium gracile* orientierte sich in entsprechenden Experimenten in gefiltertem Wasser schwächer als *Daphnia* jedoch noch signifikant (S. 166). Hefepulver im Wasser erhöht den Orientierungsgrad von *Mysidium* 2—3 mal stärker als von *Daphnia*. Diese Verbesserung muß ein optischer Effekt sein, da die Mysideen in einem Doppelgefäß von dem trüben Medium isoliert waren.

3. Versuche mit Mysideen in verschiedenartigen trüben Medien zeigen, daß die Trübung nicht nur durch die optische Dichte auf die Orientierungsleistung wirkt, sondern auch durch das Intensitätsverhältnis des gestreuten Lichtes quer und parallel zur Polarisationsebene. Eine kolloidale Suspension von Siliziumdioxyd mit hohem Trübungsgrad und erheblichen Intensitätsunterschieden im horizontalen Streulicht erhöht merklich den Orientierungsgrad. In Versuchen mit starker Trübung aber geringen Intensitätsunterschieden im Streulicht ist ein zweiter Orientierungsgipfel angedeutet. Der höchste mit *Mysidium* gefundene Orientierungsgrad im trüben Medium ist deutlich geringer als der von *Daphnia* in klar gefiltertem Wasser.

4. Die Angaben über die Orientierung der beiden Krebsarten beschreiben quantitativ die Wechselwirkungen zwischen dem polarisierten Licht und dem horizontalen Streulichtmuster. Starke Orientierung in gefiltertem Wasser legt nahe, beweist jedoch nicht, daß am Orientierungsvorgang zwei getrennte Sinnesmechanismen beteiligt sind (S. 169).

5. Aus den Versuchen folgt, daß Einzeltiere von *Daphnia* und *Mysidium* meistens asymmetrisch auf Reizung durch polarisiertes Licht reagieren. Die orientierten Tiere können bis zu 30° von der Richtung quer zur Polarisationsebene abweichen. Betrag und Seite der Abweichung eines Tieres kann sich ändern. Es ist möglich, daß es sich hier um eine echte menotaktische Orientierung handelt.

Literature cited

Bainbridge, R., and T. H. Waterman: Polarized light and the orientation of two marine Crustacea. J. exp. Biol. **34**, 342—364 (1957). — Turbidity and the polarized light orientation of the crustacean *Mysidium*. J. exp. Biol. **35**, 487—493 (1958). — Baylor, E. R.: Is polarized light a valuable navigational aid to invertebrates? In: Internat. Oceanographic Congr. Preprints (M. Sears, Ed.), pp. 178—180, Amer. Assoc. for the Advancement of Science, Washington, D. C. 1959. — Baylor, E. R., and F. E. Smith: The orientation of Cladocera to polarized light. Amer. Naturalist **87**, 97—101 (1953). — Extra-ocular polarization analysis in the honey bee. Anat. Rec. **132**, 411—412 (1958). — Bliss, C. I.: Periodic regression

in biology and climatology. Connecticut Agric. Exp. Stat., Bull. **615**, 3—55 (1958). — ECKERT, B.: Orientující vliv polarisovaného světla na perloočky (The orienting influence of polarized light on *Daphnia*). Čsl. Biol. **2**, 76—80 (1953). (Abstract in Ber. wiss. Biol. **89**, 198, G. BIRUKOW.) — FRISCH, K. v.: Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwiss. **35**, 12—43 (1948). — Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia **5**, 142—148 (1949). — Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia **6**, 210—221 (1950). — FRISCH, K. v., and M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. Naturwiss. **41**, 245—252 (1954). — The "language" and orientation of the honey bee. Ann. Rev. Ent. **1**, 45—58 (1956). — GÖRNER, P.: Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (CL). Z. vergl. Physiol. **41**, 111—153 (1958). — HOLST, K. v.: Quantitative Messung von Stimmungen im Verhalten der Fische. Symp. Soc. exp. Biol. **4**, 143—172 (1950). — IVANOFF, A., and T. H. WATERMAN: Elliptical polarization of submarine illumination. J. Mar. Res. **16**, 255—282 (1958a). — Factors, mainly depth and wavelength, affecting the degree of underwater light polarization. J. Mar. Res. **16**, 283—307 (1958b). — JACOBS-JESSEN, U. F.: Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. **41**, 597—641 (1959). — JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 (1957). — Spontaneous changes in the angular orientation of animals. Anat. Rec. **134**, 587 (1959). — KALMUS, H.: Responses of insects to polarized light in the presence of dark reflecting surfaces. Nature (Lond.) **182**, 1526—1527 (1958). — LÜDTKE, H.: Beziehungen des Feinbaues im Rückenschwimmerauge zu seiner Fähigkeit, polarisiertes Licht zu analysieren. Z. vergl. Physiol. **40**, 329—344 (1957). — PARDI, L., and F. PAPI: Kinetic and tactic responses. In: The physiology of Crustacea (T. H. WATERMAN, Ed.), Vol. II, Chap. 10, pp. 365—399. New York: Academic Press 1960. — STACEY, K. A.: Light-scattering in physical chemistry, 230 pp. London: Butterworths 1956. — STOCKHAMMER, K.: Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **38**, 30—83 (1956). — Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Ergebn. Biol. **21**, 23—56 (1959). — TYLER, J. E.: Observed and computed path radiance in the underwater light field. J. Mar. Res. **18** (in press) (1960). — VOWLES, D. M.: The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light. J. exp. Biol. **31**, 356—375 (1954). — VRIES, H. DE, and J. W. KUIPER: Optics of the insect eye. Ann. N. Y. Acad. Sci. **74**, 196—203 (1958). — WATERMAN, T. H.: A light polarization analyzer in the compound eye of *Limulus*. Science **111**, 252—254 (1950). — Polarized light and angle of stimulus incidence in the compound eye of *Limulus*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 258—262 (1954a). — Polarization patterns in submarine illumination. Science **120**, 927—932 (1954b). — Problems of image formation in compound eyes. Anat. Rec. **132**, 515—516 (1958). — Animal navigation in the sea. Gunma J. med. Sci. **8**, 243—262 (1959). — Light sensitivity and vision. In: The physiology of Crustacea (T. H. WATERMAN, Ed.), Vol. II, Chap. 1, pp. 1—64. New York: Academic Press 1960.

Prof. TALBOT H. WATERMAN, Dept. of Zoology, Yale University, New Haven, Conn., U.S.A.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 173—230 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster i. Westf.
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Rensch)

DRESSUR- UND TRANSPOSITIONSVERSUCHE BEI KARAUSCHEN *(CARASSIUS, TELEOSTEI)* NACH PARTIELLER EXSTIRPATION DES TECTUM OPTICUM

Von

Dieter Botsch

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 8. Dezember 1959)

Inhalt

Seite

A. Einleitung 173
B. Material und Methode 174
C. Dressurversuche nach Exstirpation von Teilen des Tectum opticum . . . 178
1. Lokalisationsversuche 178
2. Dressurversuche mit hirnoperierten Fischen 183
a) Die 11 nur postoperativ dressierten Fische 185
b) Die 6 prä- und postoperativ dressierten Fische 190
3. Dressurversuche mit nichtoperierten Fischen 193
4. Beobachtungen über neurotische und akinetische Erscheinungen . . . 194
D. Transpositionsversuche nach Exstirpation von Teilen des Tectum opticum 196
1. Raster-Transpositionen 196
Zusammenfassung über die Raster-Transpositionen 203
2. Punktmuster-Transpositionen 205
3. Zusammenfassende Übersicht über die Transpositionsversuche 207
E. Histologische und anatomische Befunde 209
1. Wundheilung und Regeneration 209
2. Das Ausmaß der Mittelhirnläsionen und die postoperativen Verhaltensänderungen (Korrelation von Läsion und Leistung) 211
F. Diskussion der Ergebnisse 224
Zusammenfassung 227
Literatur 228

A. Einleitung

Die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Wirbeltiere und vor allem die histologische und funktionelle Regionalisierung des Cortex der Säugetiere und des Menschen hatten die lange Zeit vorherrschende Auffassung nahegelegt, daß die Spezifität der Sinnesempfindungen durch spezielle Strukturen des Zentralnervensystems bedingt sei. Dieser Lokalisationslehre standen vor allem die Befunde K. S. Lashleys entgegen (Lashley 1922, 1924, 1926, 1929, 1931, 1934, 1948, 1950), denen zufolge bei Säugetieren die verschiedensten Cortexregionen exstirpiert werden können, ohne damit ein Erlernen optischer,

akustischer oder taktiler Signale unmöglich zu machen. Es ist daher denkbar, daß es bei den Lernvorgängen vor allem auf die Bahnung von Nervenfaserverbindungen im Gehirn ankommt (vgl. „Faserbahnungstheorie", B. Rensch 1952) und nicht oder nur in beschränktem Maße auf die Spezifität der sensorischen Hirnneuronen. Da nun aber bei Säugetieren z. T. eine doppelte Repräsentation der Sinnesfelder im Vorderhirn erwiesen werden konnte und da in dieser Tierklasse auch die subcorticalen Zentren noch reich gegliedert sind, erschien es günstiger, die Frage der Spezifität von Assoziationsvorgängen am Hirn niederer Wirbeltiere zu prüfen.

Renschs Schüler W. Sibbing (1952/54) und F. K. Wiemer (1954/55) hatten bereits nachweisen können, daß das Tectum opticum von Urodelen bei Larven und unerwachsenen Tieren weitgehend regenerationsfähig ist, daß die Regenerate z. T. mit neuen, allerdings wirren Faserzügen gefüllt werden und daß die Tiere nach Regeneration wieder zu optomotorischen Reaktionen befähigt sind. Von größerer Bedeutung für die oben angedeutete Problemstellung wäre nun aber die Prüfung der Fragen, ob nach solchen Mittelhirnexstirpationen noch ein Erlernen optischer Signale möglich ist und ob die Hirnregenerate auch ein Transponieren des Erlernten zulassen. (Damit könnten zugleich Befunde für die Deutung des absoluten und relativen Lernens gewonnen werden.) Da Amphibien für Lernversuche schlecht geeignet sind, wurde mir die Aufgabe gestellt, entsprechende Versuche an Fischen durchzuführen[1]. Es handelt sich dabei zugleich um eine Nachprüfung der Lashleyschen Ergebnisse an dem einfacher strukturierten Mittelhirn niederer Wirbeltiere.

B. Material und Methode

Als Versuchstiere (Vt) dienten Karauschen (*Carassius* Nilss.), die alle im Teich des Botanischen Gartens der Universität Münster mit einer Reuse gefangen wurden. Sie gehörten zu einer flachrückigen Rasse, die nach den äußeren Merkmalen (Form, Färbung) dem Giebel oder der Teichkarausche (*Carassius gibelio* Nilss.) nahestand. Schuppen- und Kiemenreusendornen-Zahl ließen allerdings auch eine Verwandtschaft zu *Carassius carassius* L. erkennen (vgl. O. Schindler 1953, S. 165). Die Vt waren bei Abschluß der Dressurversuche im Frühjahr 1959 4—6 Jahre alt (Schuppenaltersbestimmung: W. Wunder 1936), maßen vom Kopf bis zur Schwanzspitze 10,5—14 cm und wogen 17—39 g, im Mittel 22 g.

Vorversuche hatten gezeigt, daß sich Exemplare aus der Rassengruppe der hochrückigen Seekarausche (*Carassius carassius* L. = *C. vulgaris* Nilss.), die aus einem anderen stehenden Gewässer Münsters („Kastellgraben") stammten, für die Dressurversuche weniger eigneten: Fluchtreaktionen waren bei ihnen viel leichter auslösbar, die Gewöhnung an die Dressureinrichtung dauerte bedeutend länger, und Hungerperioden, durch die ein Annehmen der Dressurköder erzwungen werden sollte, führten eher zu Neuroseerscheinungen als zur Zähmung. Als Erklärung treffen hier möglicherweise die Feststellungen W. Berndts (1928) zu,

[1] Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Rensch, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit.

nach denen zwischen den Zierrassen *(C. auratus)* und den Wildformen *(C. gibelio* und *C. vulgaris)* eine Reihe mit abnehmenden Domestikationsmerkmalen besteht, in der die Teichkarausche *(C. gibelio)* in physischer und ethologischer Hinsicht eine Art Zwischenstellung zwischen beiden Extremformen einnimmt, die z. B. auch die „Abänderung der normalen Wildinstinkte" betrifft.

In weiteren Vorversuchen wurde die Eignung anderer Fischarten, *Leuciscus rutilus* L. und *Scardinius erythrophthalmus* L., für die vorgesehenen Dressurversuche und Operationen geprüft. Beide Arten ließen sich gut und schnell bis zum Lernerfolg dressieren, wurden dann aber zunehmend nervöser. K. Herter bezeichnet sie (1953, S. 148) in bezug auf ihre Dressureignung ganz allgemein als „besonders scheu und schreckhaft". Da sich diese Eigenschaften durch die Operationen noch verstärkten, kamen sie schon deshalb nicht für die vorliegenden Untersuchungen in Frage. Besonders hinderlich war aber ihre geringe Resistenz gegen operative Eingriffe.

Die Karauschen wurden einzeln in flachen, langen Vollglasaquarien (20 × 40 × 20 cm) gehalten, die mit Glasscheiben abgedeckt und zur Sichtisolation an allen 4 Seiten mit hellbraunen Pappscheiben umstellt waren. Die Beobachtung erfolgte von oben her. Vier 40-W-Leuchtstoffröhren, 105 cm über der Wasseroberfläche aufgehängt, beleuchteten die Aquarien hell, gleichmäßig und schattenfrei. Das Licht brannte nur zur Dressur- und Versuchszeit: täglich von 15 bis etwa 20 Uhr. Die Aquarien enthielten weder Bodengrund noch Pflanzen und wurden nicht künstlich belüftet. Der abgeschiedene Schmutz wurde täglich etwa 2 Std vor Beginn der Dressuren mit einem Schlauch abgehebert, wobei der Wasserspiegel um etwa 30% sank. Die Dressuren erfolgten dann bei diesem niedrigen Wasserstand. Die Niveausenkung hatte sich besonders bei der Gewöhnung der Vt an die Dressureinrichtung als günstig erwiesen, da sich damit das Zielfeld, d. h. die Aquarienwand, an der die Dressurtafel hing, verkleinerte, die Tiere so eher an das Futter gelangten und schneller ihre Scheu überwanden. Nach Beendigung der Versuche wurden die Aquarien mit Leitungswasser wieder aufgefüllt. Regelmäßige Dressurzeit, eingeschaltete Beleuchtung, entfernte Deck-Glasscheiben und gesenkter Wasserspiegel versetzten die meisten Tiere nach kurzer Zeit (einigen Tagen bis Wochen) in dressurwillige Stimmung.

An insgesamt 78 Karauschen führte ich Mittelhirnoperationen durch. Zur definitiven Auswertung gelangten aber nur 49 Fische (C1—C33 und C34K bis C49K), mit denen 32800 Dressur- und Transpositionsversuche unternommen wurden. Die übrigen dienten in Vorversuchen der Erprobung der Versuchstechnik (Operationen, histologische Methode) oder der Orientierung über postoperative Wundheilungs- und Regenerationsprozesse (vgl. Kapitel E 1). C1—C33 operierte ich nach dem Fang und einigen Tagen Eingewöhnungszeit sehr bald, um sie danach zu dressieren. (Sie werden im folgenden oft als die Hirnoperierten bezeichnet, im Gegensatz zu den Kontrollen.) C34K—C49K hingegen dienten zuerst als Kontrolltiere; sie wurden nach Fang und Eingewöhnung — ohne Operation — dressiert und in Transpositionstests geprüft, und ihre Leistungen wurden mit denen der Operierten verglichen. Durch die erfolgte Dressur waren diese Vt aber sehr geeignete Objekte für Lokalisationsversuche und postoperative Gedächtnistests. In einem zweiten Arbeitsabschnitt wurden sie daher ebenfalls operiert und auf das Behalten oder Vergessen der vorher erlernten Muster geprüft. Mit 6 Fischen, bei denen diese Operationen z. T. gut verlaufen waren (C35K, C37K, C38K, C41K, C47K, C48K), unternahm ich dann in einem dritten Arbeitsabschnitt auch noch postoperative Dressur- und Transpositionsversuche (vgl. S. 190ff.). In all diesen Fällen fungierten die betreffenden Vt selbstverständlich nicht mehr als „Kontrollen". Dennoch behalte ich für sie, um Komplizierungen zu vermeiden, diese

Bezeichnung bei (z. B. C34K) und vermerke in Zweifelsfällen ausdrücklich, ob von einem Kontrolltier im prä- oder im postoperativen Zustand die Rede ist [in den Tabellen z. B. durch den Zusatz a (ante) oder p (post operationem)].

Zur Narkotisierung kamen die Vt etwa 4 min in frisch bereitete, 1,5%ige Urethanlösung. Mit einem von einer Zahnarztbohrmaschine betriebenen Trepan (Außendurchmesser 3,3 mm, lichte Weite 3 mm) öffnete ich die Schädeldecke genau über dem Mesencephalon, entfernte vorsichtig mit Zellstofftupfern und Pinzetten das gallertige, fetthaltige perimeningeale Gewebe (H. KUHLENBECK 1927, L. RICCI 1954; Ectomeninx, O. BÜTSCHLI 1921) und trug mit aus Insektennadeln hergestellten, feinen, hakenförmigen Messerchen dorsale Teile des Mittelhirns — überwiegend Tectum opticum — ab, wobei (nach H. SPEMANN 1906) kleine Drahtschleifen als Widerlager gegen den Messerdruck dienten. Bei gut gelungenen Operationen konnte ich die gewünschten Mittelhirndachteile durch je einen einzigen schälenden Schnitt ohne Zerrungen entfernen, wobei nur sehr geringe Blutungen auftraten. In ungünstigeren Fällen konnten die Hirnteile aber nur in mehreren kleinen Stückchen entfernt werden. Die Zerrungen und Blutungen waren dann stärker und auch die postoperativen Ausfallserscheinungen auffälliger. Die Operationshöhle wurde mit Zellstofftupfern gut getrocknet und mit einem durch Erwärmen verflüssigten Gemisch aus Vaseline und Olivenöl (nach K. VON FRISCH und H. STETTER 1932) ausgegossen. Sämtliche Manipulationen, die etwa 10—15 min dauerten, fanden auf dem Operationstisch ohne künstliche Beatmung statt, wobei die Vt in einem passenden Holzgestell durch einen feuchten Tuchstreifen festgehalten waren.

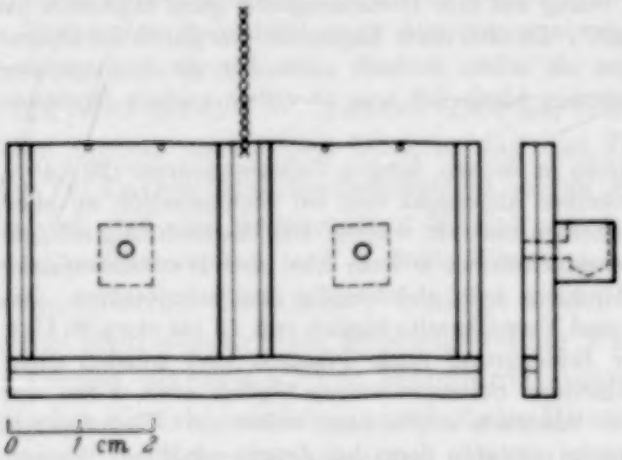


Abb. 1. Dressurtäfelchen

In fast allen Fällen hatte sich die äußere Operationswunde nach einigen Wochen geschlossen. Entweder war dabei der Vaselinepfropf herausgefallen, und die Wunde vernarbte vom Grunde aus, oder es wuchs von den Wundrändern her eine Haut irisartig über den Pfropf und schloß ihn ein (vgl. V. SAUTER 1935). Nach 2—3 Monaten war die Wundstelle fest ossifiziert. In einigen Fällen, in denen der natürliche Wundverschluß ausblieb, verpilzte die Stelle, und unter degenerativen Veränderungen des Gehirns (z. B. Erweichungen: I. STEINER 1888) und damit zusammenhängenden Bewegungsstörungen verendete das Tier nach einigen Tagen.

Die Karauschen wurden in straffreier, visueller Alternativdressur auf futterbelohnte, gut transponierbare Schwarzweißmuster dressiert (vgl. Tabelle 3, 5, 6, 7, 8). Die photographisch reproduzierten Musterkärtchen steckten in den Führungsschienen des aus Plexiglas hergestellten Dressurtäfelchens (verbesserte Methode nach A. SCHULTE 1957) (Abb. 1). Auf der Rückseite des Täfelchens war in der Mitte jeder Hälfte ein rotbraun gestrichenes, nach oben offenes Klötzchen angebracht, das den Dressurköder enthielt. Durch ein Loch, das in der Mitte der Kärtchen eingebrannt war, und eine Bohrung in der dahinterliegenden Tafel, das „Futterloch", konnten die Vt das für sie unsichtbare Dressurfutter, durch

Einfrieren hergestellten Tubifex-Brei, aus dem Klötzchen heraussaugen. Alle 6—8 Wochen gab ich eine kleine Menge Daphnien und Cyclops als Zusatzfutter. Um bei den Dressuren und Transpositionen unbewußte Zeichengebung und Korrektionsbewegungen durch den Versuchsleiter (Vl) zu vermeiden (vgl. P. Fisher 1940/41, H. J. Hager 1939), wurde das Täfelchen während der Versuche nicht bewegt, sondern in der Mitte der hinteren, dem Vl gegenüberliegenden Beckenwand ins Wasser gehängt. Nur bei extrem seitensteten Fischen hing es einige Zentimeter seitlich der Mittellinie auf der bevorzugten Seite. Nach jeder Wahl trieb ich das Vt durch ein Drahtnetz (Maschenweite 1 cm^2) vorsichtig wieder in den vorderen Teil des Beckens.

Die Karauschen kamen nach dem Fang gleich in ihre Dressuraquarien, wo sie in den ersten Tagen bei sonst normalen Versuchsbedingungen (täglicher Wasserwechsel und mehrstündige künstliche Beleuchtung) durch spärliche Fütterung von der Pinzette an die Hand des Vl und an den Futterplatz, die hintere Aquarienwand, gewöhnt wurden. An diese *Zähmung* schlossen sich bei C1—C33 die Operationen an, bei C34K—C49K Anlernzeit, Spontantest und Dressur. Während der *Anlernzeit* hängte ich die mit einem Zeichenpaar versehene Tafel täglich einige Male ins Becken, wobei aus jedem Futterloch eine reichliche Menge Tubifex heraushing. Nach einigen Tagen hatten viele Fische (von den Kontrolltieren alle) eine feste Assoziation zwischen Futter und Tafel gebildet, worauf nun der Köder im Klötzchen selbst, für die Tiere unsichtbar, aber heraussaugbar, angebracht werden konnte. In insgesamt etwa 40 *Spontantests* (an 2—3 Tagen) mit regelmäßigem Seitenwechsel prüfte ich danach die Vt auf das Vorliegen einer Musterbevorzugung. Das bevorzugte Zeichen erhielt bei der Dressur negativen Signalwert.

Bei den Dressuren, Tests, Gedächtnistests und Transpositionen wechselte das positive Zeichen seine Seite unregelmäßig nach dem Schema: r l r r l r l l r l. Nach K. Herter (1953, S. 147 und 295f.) genügt diese Alternanz, da sich Fische nur sehr schwer auf Rhythmen dressieren lassen (vgl. auch W. H. Thorpe 1956, S. 280). Gelegentlich eingeschobene, von dem Schema abweichende unregelmäßige Seitenwechsel dienten zur Kontrolle. Seitentendenz wurde in einigen Fällen durch einseitig kontralaterale Darbietung des positiven Zeichens gebrochen; danach trat das Seitenwechsel-Schema bei den betreffenden Vt wieder in Funktion. Ausgesprochene Seitenstetigkeit zeigten nur einige operierte Vt. Sie war auch durch wochenlange, ununterbrochene Darbietung des positiven Zeichens auf der Gegenseite nicht zu brechen. — Bei den Dressuren blieb das negative Signal unbeködert. Die Musterkärtchen wurden öfter erneuert, um stärkere Abnutzung und damit vielleicht zusätzliche optische Orientierungsmöglichkeiten zu vermeiden. Normalerweise führte ich bei jedem Vt je nach dessen Körpergröße, Stimmung und Allgemeinbefinden täglich 10 oder 20 einzelne Dressurversuche durch. Höhere Versuchszahlen hatten bei den meisten Fischen nachteilige Folgen wegen zunehmender Sättigung und Ermüdung. Unmittelbar vor Beginn der Versuche streute ich stets einige Tubifex in das Becken, um das Vt anzuregen und seinen ersten Hunger zu stillen. — Bei den Tests, Transpositionen und Gedächtnistests beköderte ich stets beide Merkmale (vgl. dazu A. Schulte, S. 439). Nach jedem Wahlgang (Einzelversuch) spülte ich hierbei die Täfelchen unter fließendem Wasser aus. Um eine nicht dressurgemäße, optische oder olfaktorische Orientierung auszuschließen, wurde das Signalpaar gelegentlich auch ohne Futter oder außen an der Aquarienwand geboten. Die Vt schwammen es hierbei dennoch in üblicher Weise an.

Pro Vt und Tag erfolgten in der Regel 10 Transpositionsversuche. Konnten etwa wegen besonders leichter Erregbarkeit eines Fisches oder aus anderen Gründen an einem Versuchstag nicht wenigstens 8 Transpositionen reibungslos durch-

geführt werden, so galt dieser Tag in der Gesamtzählung nicht. Den 10 Transpositionstests gingen stets 10 Nachdressuren mit dem (nicht transponierten) Grundmuster bei einseitiger Beköderung unmittelbar voraus. Sie dienten zur Einstimmung des Vt in die Versuchssituation und halfen den Dressurerfolg möglichst bis zur Beendigung aller Transpositionsversuche zu halten, so daß bei etlichen Vt zusätzliche Zwischendressuren auf das Grundmuster unterbleiben konnten.

Die Signifikanz der Dressur-, Test- und Transpositionsergebnisse wurde nach den graphischen Tafeln von S. KOLLER (1953) (Tafel 3 und S. 20—22) bestimmt. Nur *signifikante* (statistisch reale) Versuchsergebnisse werden im folgenden als „erfolgreiche" oder „gelungene" Tests bezeichnet (z. B. „erfolgreicher Transpositionstest", „gelungene Dressur", „Lernerfolg").

Nach Abschluß der Dressuren und Transpositionsversuche tötete ich die Vt durch Dekapitieren, öffnete ihre Schädeldecke mit einer Schere, fixierte das Gehirn in situ mit 4%igem Formol 24 Std lang und brachte es nach sorgfältigem Freipräparieren aus der Schädelhöhle für weitere 24 Std in Formol. Die Einbettung in Paraffin erfolgte über Methylbenzoat. Von den 15 μ dicken Transversalschnitten wurden alternierend je 4 mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN bzw. mit Gallocyanin-Chromalaun nach S. BECHER (1921) (48—72 Std) gefärbt. Die Längsachse der Gehirne war stets möglichst genau senkrecht zur Messerebene orientiert, so daß keine Asymmetrien der Gehirnhälften durch schiefe Schnitte vorgetäuscht werden konnten. Es ist aber zu beachten, daß derartige Asymmetrien nach K. GOLDSTEIN (1905) im Teleostier-Gehirn auch natürlicherweise vorkommen.

C. Dressurversuche nach Exstirpation von Teilen des Tectum opticum

1. Lokalisationsversuche

Voraussetzung für die Bearbeitung und Lösung des einleitend gestellten Fragenkomplexes ist die Klärung des Lokalisationsproblems im weiteren Sinne, also der Frage, ob die mit den beschriebenen Methoden getesteten Assoziationen wirklich an den Gehirnteil, der in den vorliegenden Untersuchungen den operativen Eingriffen unterworfen wurde, also an das Tectum opticum als wesentliches neurales Substrat gebunden sind. Die Frage darf im wesentlichen als geklärt gelten (vgl. M. E. BROWN 1957), obwohl auch heute noch gelegentlich zweifelnde Stimmen auftauchen. So schreibt W. GEIGER, 1956, S. 126: „Die Befunde der Lokalisationsversuche von Hirnfunktionen haben gezeigt, daß die Fähigkeit zu Assoziationsleistungen nach der Ausschaltung von Vorderhirn, Tectum opticum oder Cerebellum nicht verlorengehen. Diese Fähigkeit dürfte beim Fischgehirn am ehesten in der Basis des Zwischenhirns zu suchen sein. Entsprechende übergeordnete Zentren konnten aber auch hier noch nicht lokalisiert werden." Durch die Versuche von A. und B. CHAUCHARD (1927), J. TEN CATE (1935), K. AKERT (1947), J. KONISHI (1957) und anderen Autoren, die mit elektrischer Mittelhirnreizung arbeiteten (vgl. die zusammenfassende Übersicht bei J. TEN CATE 1935), sind die abgrenzbaren motorischen Funktionen des Tectum opticum nachgewiesen worden. S. DIJKGRAAF (1949) prüfte andererseits die

Beteiligung des Tectum an der Sehfunktion durch ein- oder beidseitige völlige Abtragung, und F. K. Sanders (1940) stellte den Ausfall visueller bedingter Reflexe nach partieller Exstirpation des Mittelhirndaches fest. Allerdings beeinflussen nach R. R. Sears (1934) partielle Tectum-opticum-Zerstörungen vorher gebildete, einfache, bedingte Reflexe auf Lichtreize nicht. — Es fehlte bisher noch der Nachweis, daß auch kompliziertere visuelle Lern- und Transpositionsvorgänge wesentlich an das Tectum opticum gebunden sind. Ein solcher Nachweis konnte mit der vorliegenden Untersuchung erbracht werden.

Wie erwähnt, handelt es sich bei den Kontrollfischen (C34K—C49K) um Tiere, die zunächst ohne Operation auf ein Merkmalpaar dressiert und getestet wurden, danach aber, in einem zweiten Arbeitsabschnitt (vgl. S. 175f.), auch operiert[1] und im Gedächtnistest auf das Behalten oder Vergessen der vorher gelernten Zeichen geprüft wurden. Im Gedächtnistest bot ich das Grundmuster mit vorbestimmtem, unregelmäßigem Seitenwechsel. In 20—40 derartigen Versuchen mit beidseitiger Beköderung nach Art eines Tests erwies es sich dann, ob das Vt sein ehemaliges Positivmuster noch kannte oder nicht. Bei mehr als 40 Versuchen begann der Verlauf des Gedächtnistests, offenbar infolge von Gewöhnung an eines der beiden Zeichen („Selbstdressur"), unklar zu werden.

Es zeigte sich nun, daß *alle* 13 hirnoperierten Fische im Gedächtnistest versagten (Tabelle 1). Dabei war das Ausmaß der Läsion, wie die spätere histologische Kontrolle ergab, von Tier zu Tier sehr verschieden. Bei C39K, C47K und C48K war nur etwa $^1/_4$—$^1/_3$ des Tectum opticum abgetragen, ohne daß dabei subtectale Gebiete in Mitleidenschaft gezogen worden wären. C34K und C45K zeigten Verletzungen mittleren Grades, wobei etwa die Hälfte des Tectum und oberflächliche Teile der Valvula entfernt waren; bei C46K waren zusätzlich die Tori semicirculares abgeflacht. Nicht ganz so umfangreich waren die Zerstörungen bei C42K, jedoch hatte sich hier durch das Übereinanderschlagen der Ränder des median zerrissenen Mittelhirndaches ein besonders wirrer Faserverlauf ergeben. Die schwersten Verletzungen schließlich zeigten C35K, C36K, C37K, C38K, C40K und C41K, bei denen nicht nur das Tectum opticum in sehr großen Teilen — in einigen Fällen (C35K und C36K) auch fast vollständig — abgetragen war, sondern wo auch häufig subtectale Gebiete starke Zerstörungen zeigten. In Kapitel E2 sind die Gehirne von 6 dieser insgesamt 13 operierten Vt als Beispiel für die leichtesten und schwersten Hirnzerstörungen näher beschrieben und in Zeichnung und Mikrophotographie dargestellt.

Die Fische C42K und C46K waren für die Gedächtnistests nicht verwendbar, da sie an starken, operationsbedingten Koordinations-

[1] C43K, C44K und C49K wurden nur „schädeloperiert"; vgl. S. 181.

Tabelle 1. *Gedächtnistests mit Karauschen, denen nach dem Erlernen von Raster- und Punktmusteraufgaben (vgl. Tabelle 3) Teile des Tectum opticum exstirpiert worden waren.* (Anordnung der Vt nach ihrer allgemeinen Dressureignung)

Vt	Postoperative Lebensdauer (in Tagen)	Anzahl der Tage zwischen Operation und erstem Gedächtnistest	Dauer des Gedächtnistests (in Tagen)	Anzahl der Wahlen im Gedächtnistest insgesamt	Prozentsatz der Richtigwahlen
C48K	21	1	2	70	51,4
C47K	23	1	2	50	50
C39K	3	1	2	33	51,5
C45K	3	1	3	33	48,5
C34K	6	2	4	43	48,8
C38K	36	10	8	20	55
C35K	181	10	7	22	50
C37K	25	10	5	0	—
C41K	28	11	4	0	—
C36K	105	3	3	0	—
C42K	23	0	0	0	—
C46K	17	0	0	0	—
C40K	1	0	0	0	—

störungen und spastischen Zuständen litten, — ähnlich denen, die L. REISINGER (1915, 1919, 1926) und H. TUGE (1934) nach cerebellaren Läsionen und die von J. TEN CATE (1935, S. 384ff.) zitierten Autoren nach Verletzungen des Mittelhirnbodens beschreiben. — C40K starb einen Tag nach der Operation an deren Folgen. — 3 Fische, C36K, C37K und C41K, waren durch den Eingriff in ihrem Allgemeinverhalten stark gestört, verhielten sich extrem scheu und neigten zu akinetischen Zuständen sowie wilden Fluchtreaktionen (vgl. S. DIJKGRAAF). Sie reagierten auf die eingetauchte Tafel, obwohl diese mehrmals täglich bis zu 15 min im Versuchsbecken hing, mit keiner zielstrebigen Hinwendung und waren weder durch Locken mit lebenden Tubificiden noch durch sehr vorsichtiges Treiben mit dem Drahtnetz zu einer eindeutigen Wahl zwischen den dargebotenen Zeichen zu bewegen. (C37K konnte später in neuen Lernversuchen verwendet werden; vgl. S. 190.) — C35K und C38K reagierten auf die eingetauchte Tafel mit genügender Deutlichkeit nur in den Versuchen, in denen sie beidseitig beködert war (in den ersten 5 Versuchen des Gedächtnistests wurde die Tafel stets ohne jegliche Beköderung geboten), und zwar mit träger und zaghafter Hinwendung und ziellosem Herumschnappen oder -saugen auf den Zeichen. Ob hier — bei diesen stark sehgestörten Vt — eine olfaktorische Anlockung im Vordergrund stand, oder ob auch visuelle Gedächtnisreste beteiligt gewesen sind, konnte nicht entschieden werden. C35K wählte zu 50% und C38K zu 55% das positive Merkmal (Tabelle 1).

Die 5 Karauschen C34K, C39K, C45K, C47K und C48K zeigten zwar die geringsten operationsbedingten Störungen im Allgemein-

verhalten und gingen alsbald wieder zielstrebig an die dargebotenen Zeichen, aber auch sie wählten nach der Operation nur noch nach dem Zufallsverhältnis: C34K in 43 Versuchen 48,8% +, C39K in 33 Versuchen 51,5% +, C45K in 33 Versuchen 48,5% +, C47K in 50 Versuchen 50% + und C48K in 70 Versuchen 51,4% +. (Im Gedächtnistest war C47K am 2. und 3. Tag völlig rechtsstet.)

Kontrollversuche über die Gedächtnisleistungen *nicht*operierter Karauschen, die auf Raster- oder Punktmuster dressiert waren, ergaben, daß die Fische 14 Tage nach dem letzten, erfolgreich verlaufenen Test das positive Zeichen auf der beidseitig beköderten Tafel sicher wiedererkannten. (In den 2 Wochen der Dressurunterbrechung hatten sie die Tafel niemals zu Gesicht bekommen.)

Um die Möglichkeit auszuschließen, daß die Gedächtnisausfälle der 13 hirnoperierten Vt auf einem Schock beruhten und durch die den Exstirpationseingriff vorbereitenden und begleitenden Manipulationen allein schon bewirkt seien, nahm ich an den 3 Fischen C43K, C44K und C49K lediglich *Schädel*operationen vor. Diese verliefen genau wie normale Eingriffe mit Narkose, Aufbohren der Schädeldecke, Entfernen des perimeningealen Gewebes, Austrocknen der Operationshöhle mit Zellstofftupfern, Verschluß mit warmer Vaseline, jedoch ohne Exstirpation des Tectum opticum. Sie hatten sogar die gleichen — offenbar narkosebedingten — Bewegungsstörungen der Vt zur Folge wie die echten Operationen: seitliches Liegen auf dem Beckengrund und hin- und herpendelnde Aufrichteversuche. Dennoch gingen diese Tiere alsbald wieder an die Tafel, als diese ihnen 24 Std nach der Schädeloperation zum ersten Mal wieder geboten wurde (vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2. *Gedächtnistest mit 3 Kontrollfischen 24 bzw. 48 Std nach Schädeloperation*

Vt	1. Tag		2. Tag		Prozentsatz richtiger Wahlen insgesamt
	Anzahl der		Anzahl der		
	+Wahlen	−Wahlen	+Wahlen	−Wahlen	
C43K	9	2	14	1	88,5
C44K	11	1	9	1	90,9
C49K	7	3	20	0	90

Durch die 88,5, 90,9 und 90% Richtigwahlen der schädeloperierten Vt C43K, C44K und C49K ist eindeutig bewiesen, daß die eine Hirnoperation begleitenden Eingriffe allein keinen Ausfall der vorher andressierten optischen Merkmale bewirken. Dabei ist zu unterstreichen, daß bei 2 Fischen (C43K und C44K) besonders am ersten Tag nach der

Schädeloperation erhebliche Störungen des Allgemeinbefindens zu beobachten waren. Die Tiere standen scheu und reglos in einer Ecke des Beckens, waren dunkler gefärbt als vor dem Eingriff, reagierten zunächst auf jede kleine Störung mit Flucht und waren erst nach 10 min oft wiederholten Lockens mit lebenden Tubificiden zu bewegen, sich der Tafel zum ersten Mal zu nähern und schließlich auch am Futterloch zu saugen. Für diese Störungen kommen Operations-Schock, Nachwirkungen des Narkotikums, Wundreiz und Schreckstoffe (K. von Frisch 1941, F. Schutz 1956) in Frage. Nach und nach überwanden die Tiere zwar schon am ersten Versuchstag ihre Scheu, waren aber auch am folgenden zunächst noch sehr vorsichtig. Um so erstaunlicher war die Sicherheit, mit der sie aus dem zweiseitig beköderten Merkmalspaar ihr altes Positivsignal herausfanden. So traf C44K am ersten Tag allein 5 seiner insgesamt 11 richtigen Wahlen (bei nur einem Versager) unter besonders schwierigen Umständen: dreimal stand das Tier länger als 1 min dicht (etwa 3 cm) vor dem negativen Zeichen, und zweimal schwamm es sehr schräg von der negativen Seite aus an; es wählte dann aber doch jedesmal das positive Muster. Nach der Leistungsbeurteilung von H. J. Hager und P. Fisher würde dies Verhalten die Zensur „wählt sehr gut" erhalten. — Von den 3 schädeloperierten Vt zeigte nur C49K gleich am nächsten Tag nach dem Eingriff völlig normales Verhalten und näherte sich — wie alle gut eingewöhnten Vt — sofort der Wasseroberfläche, dort lebhaft nach Futter schnappend („bettelnd"), sobald über dem Becken die Hand oder das Gesicht des Vl erschien. Da alle 3 *schädelo*perierten Kontrolltiere den Gedächtnistest mit einem signifikanten Prozentsatz von Richtigwahlen absolvierten, ist deutlich, daß das durch die Eingriffe affizierte Allgemeinverhalten der Vt den Ausgang des Gedächtnistests nicht oder doch nur zu einem geringen Teil beeinflußt. Wie das ausnahmslose Versagen der übrigen 13 Fische im Gedächtnistest nach Operation am Tectum opticum beweist, ist die Exstirpation selbst wesentlich für das Vergessen erlernter Muster. Es versagten hier nicht nur die Tiere, bei denen Sehstörungen (C35K, C36K, C37K), extreme Seitenstetigkeit (C47K) und mehr oder weniger wesentliche Verschlechterungen des Allgemeinzustandes zu beobachten waren (C38K, C41K), sondern auch solche, die praktisch keine operationsbedingten Verhaltensstörungen aufwiesen (C34K, C39K, C45K, C48K). Gerade die letztgenannten Fische liefern durch das postoperative Versagen im Gedächtnistest trotz relativ ungestörten Allgemeinverhaltens den Beweis, daß die mit den hier beschriebenen Methoden getesteten höheren Assoziationen und Lernvorgänge wesentlich an das Tectum opticum gebunden sind. Die Valvula hat anscheinend keine assoziative Funktion. (Über ihre Beteiligung an den hier besprochenen neuralen Prozessen vgl. Kap. E2.)

2. Dressurversuche mit hirnoperierten Fischen

Die in den Dressuren und Transpositionen verwendeten Musterkärtchen waren Photopapier-Quadrate von 29 mm Seitenlänge, auf denen die Streifen bzw. Punkte regelmäßig verteilt waren. Im folgenden werden zur kurzen Kennzeichnung der verschiedenen Muster Abkürzungen (Symbole) benutzt: z. B. 4 W = 4 *w*aagerechte und 15 S = 15 *s*enkrechte Streifen; 4 Ps = 4 *P*unkte *s*enkrecht und 2 Pw = 2 *P*unkte *w*aagerecht. Beim Zeichenpaar II (Punktmuster) war jeweils einer der Punkte jedes Signals durchbohrt (= Futterloch); bei 4 Ps der zweite von unten, bei 2 Pw der äußere, d. h. vom Gegenzeichen am weitesten entfernte. Diese durchbohrten Punkte lagen folglich genau im Zentrum jeder Dressurtafel-Hälfte (vgl. Tabelle 7 und 8). Bei allen im folgenden erscheinenden Symbol-Paaren, steht das Symbol, das das Muster mit positivem Signalwert bezeichnet, an erster Stelle; z. B. ist in der Kombination (Aufgabe) Ia = 4 W/8 W der Raster 4 W positiv.

Aus Tabelle 3 geht hervor, auf welche Grundmuster (Aufgaben) die einzelnen Vt dressiert wurden. Viele arbeiteten nur an einer Aufgabe, andere an 2 oder auch 3 Zeichenpaaren. Die Reihenfolge der einzelnen Dressuraufgaben ist dann aus den großen Buchstaben A, B, C ersichtlich, indem A die erste andressierte Aufgabe (und ihre Transpositionen), B die zweite und C die dritte bezeichnet. Die Vt C1—C33 wurden nur postoperativ und die Vt C34K—C49K präoperativ dressiert. Bei den Fischen C35K, C37K, C38K, C41K, C47K und C48K führte ich aber — nach negativ verlaufenem Gedächtnistest — noch einmal Dressurversuche durch, und zwar entweder auf die durch die Operation vergessene alte Aufgabe oder auf eine neue. In den Tabellen 3 und 4 ist daher bei diesen 6 Tieren die vor der Operation *andressierte* Aufgabe mit a (ante) und die nachher trainierte mit p (post operationem) bezeichnet und in Tabelle 6 die postoperative *Transposition* mit p. — Den Fisch C24 dressierte ich ausnahmsweise zuerst (= A) auf ein 14 mm großes Balkenkreuz (Balkenbreite 3 mm) gegen eine Kreisscheibe (⌀ = 13 mm) (vgl. Tabelle 4).

In Tabelle 3 erscheinen von den 33 hirnoperierten Vt C1—C33 nur die bis zum Lernerfolg dressierten 11 Fische. Von ihnen wird im folgenden hauptsächlich die Rede sein. Alle anderen fielen für die Lernversuche mehr oder weniger vollständig aus. So konnten allein 9 Fische, C2, C3, C10, C13, C14, C16, C19, C20 und C22, nicht dressiert werden, weil sie durch die Operation zu schwer geschädigt waren: Sie zeigten die nach einseitiger Verletzung des Mittelhirns bzw. des Cerebellums auftretenden spastischen Zustände sowie Roll- und Manegebewegungen, die auch L. Reisinger, H. Tuge und O. Polimanti beschrieben haben (vgl. die zusammenfassende Darstellung bei J. Ten Cate 1935, S. 372ff. und 384ff.). Bei der histologischen Kontrolle der Gehirne dieser Tiere zeigten sich tiefgreifende, einseitige Läsionen. Die Fische C7, C15, C17, C18 und C21 wiesen keine so schweren Operationsfolgen auf und lebten auch etwas länger (nämlich 9, 14, 54, 9 und 42 Tage), so daß zunächst Anlernversuche begonnen wurden. Sie verhielten sich dabei jedoch derart träge und scheu, daß die Versuche schließlich ohne Erfolg abgebrochen werden mußten. Auch die Karauschen C1, C6, C8, C9, C26, C29, C31 und C32 zeigten noch keine Dressureignung, ließen sich jedoch im Gegensatz zu den bisher erwähnten Vt von der Tafel füttern, so daß

Tabelle 3. *Übersicht über die in den Dressurversuchen mit 27 Vt verwendeten Merkmalspaare*

Mit A, B und C wird die erste, zweite und dritte Aufgabe bezeichnet, auf die das betreffende Vt dressiert wurde. C4—C33 = postoperativ dressiert. C34K bis C49K = präoperativ dressiert. Aufgaben, die — in Abänderung dieser Regelung — prä- und postoperativ dressiert wurden, sind durch a (ante) und p (post operationem) bezeichnet.

Aufgabe Nr.	I				II			
	a		b		a		b	
Zeichen								
Symbol	4W	8W	8W	4W	4Ps	2Pw	2Pw	4Ps
Signalwert	+	−	+	−	+	−	+	−
C4			A					
C5			A				B	
C11			A					
C12		A				B		
C23		A				B		
C24			B			C		
C25		A				B		
C27			A					
C28		A					B	
C30			A			B		
C33		A					B	
C34K			A					
C35K		Aa,p						
C36K		A						
C37K		A		Ba,p				
C38K		A		B			Cp	
C39K		A		B				
C40K		A						
C41K		Aa,p						
C42K		A						
C43K						A		
C44K				A				
C45K						A		
C46K				A				
C47K								Aa,p
C48K				Aa,p				
C49K						A		

zunächst weitere Dressurversuche aussichtsreich schienen. Im Laufe dieser Experimente wurden sie jedoch zunehmend nervöser und reizbarer, zeigten bisweilen rasende Fluchtreaktionen, gefolgt von akinetischen Zuständen, so daß die Versuche mit ihnen schließlich aufgegeben wurden.

Die Fütterungsversuche mit der Tafel begannen bei allen Vt in der ersten bis vierten Woche nach der Operation. Von da an erstreckten sie sich über mehrere Wochen (maximal 2 Monate: C6 und

C29). Es ist also kaum anzunehmen, daß unmittelbar wirkende Begleiterscheinungen der Operation wie Wundreiz oder Schreckstoffe (vgl. F. Schutz 1956) oder etwa mangelnde Vertrautheit mit der Laborsituation für die beschriebenen Erscheinungen allein verantwortlich zu machen seien. Diese Verhaltensstörungen dürften vielmehr auf den cerebralen Läsionen und den gestörten neuralen Hemmungs-, Erregungs- und Schaltungsmechanismen beruhen. Nach S. Dijkgraaf sind sie die Folge von Läsionen dorsaler Teile des Corpus cerebelli. Tatsächlich ergab die histologische Kontrolle in allen Fällen erhebliche Zerstörungen der Valvula und des rostralen, dorsalen Teils des Corpus cerebelli. Doch wird man auch die Einflüsse berücksichtigen müssen, die von individuellen Temperamentsunterschieden der Vt ausgehen (vgl. K. Herter 1929) oder von anfänglich vielleicht noch vorhandenen Unvollkommenheiten der Dressurmethode (z. B. unregelmäßige Dressurzeit, zu kalte Raumtemperatur u. a.).

Bei den ersten 11 der in Tabelle 3 angeführten Vt, C4—C33, gelangen dagegen nach mehr oder weniger lange dauernden Vorversuchen die Gewöhnung an die Tafel und schließlich die Dressur bis zum Lernerfolg. Wegen der relativ niedrigen Zahl von Einzelversuchen pro Tag und Vt (10—20) faßte ich zum Nachweis der Signifikanz eines Dressurerfolges die Ergebnisse von mindestens 2, höchstens aber 4 aufeinanderfolgenden Tagen und in den Tests und Transpositionstests stets jeweils die gesamte Versuchsreihe (von normalerweise je 3 Tagen Dauer) zusammen.

a) Die 11 nur postoperativ dressierten Fische

Jeweils in Spalte 1 und 2 der 4 großen Rubriken von Tabelle 4 ist für die 11 postoperativ dressierten Fische (C4, C5, C11, C12, C23, C24, C25, C27, C28, C30, C33) die Anzahl der Dressurtage und der Einzelversuche zusammengestellt, die bis zum Erreichen des statistischen Lernkriteriums erforderlich waren. Tests mit beidseitiger Beschickung der Tafel oder ohne jegliches Futter stellte ich aber vorsichtshalber erst nach einigen Tagen weiterer Dressurarbeit an, in denen das Gelernte gefestigt werden sollte. Erwiesen diese einen sicheren Lernerfolg und hatte ich auch subjektiv den Eindruck einer gewissen Sicherheit der Vt, so schlossen sich die Transpositionstests sofort an. Andernfalls gingen die Dressuren weiter, bis neuerliche Tests die Beherrschung der Aufgabe erwiesen oder aber für einen Abbruch der erfolglosen Dressurarbeiten sprachen. Die Anzahl der Versuchstage und Einzelversuche, die bis zum Transpositionsbeginn (bzw. bis zum erfolglosen Abbruch der Dressuren) insgesamt, d. h. vom Beginn der Dressur an unternommen wurden, sind aus Spalte 3 und 4 der 4 großen Rubriken von Tabelle 4 ersichtlich. Genauere Einzelheiten des Dressurverlaufs sind aus den Lernkurven zu entnehmen. Der flachere oder steilere Anstieg der Kurven gibt Auskunft über die unterschiedlichen Lerngeschwindigkeiten, und die Frequenz von Maxima und Minima sowie deren Amplitude lassen die Konstanz des Lernerfolges und seine Beeinflußbarkeit erkennen.

Versucht man, die 11 Fische C4—C33 auf Grund der sich bei den Dressuren und Transpositionstests ergebenden Beobachtungen nach

Tabelle 4. *Übersicht über die mit 27 Vt unternommenen Dressurversuche*

C4—C33 = postoperativ dressiert. C34—C49 K = präoperativ dressiert. Aufgaben, die — in Abänderung dieser Regelung — prä- und postoperativ dressiert wurden, sind durch a (ante) und p (post operationem) bezeichnet. In jeder der 4 großen Rubriken (= Dressuraufgabe I a—II b) ergibt jeweils die 1. Spalte: Anzahl der Tage bis zum signifikanten Lernerfolg, die 2. Spalte: Anzahl der Einzelversuche bis zum signifikanten Lernerfolg, die 3. Spalte: Anzahl der Tage bis zum Beginn der Transpositionen (bzw. Abbruch der Versuche; in Klammern), die 4. Spalte: Anzahl der Einzelversuche bis zum Beginn der Transpositionen (bzw. Abbruch der Versuche; in Klammern).

Vt	4 W/8 W				8 W/4 W				4 Ps/2 Pw				2 Pw/4 Ps			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
C4					15	150	(26)	(260)								
C5							(12)	(128)					14	143	(18)	(197)
C11					22	400	(31)	(570)								
C12	5	50	15	190					5	90	10	150				
C23	11	220	36	555					8	126	21	356				
C24	(20	197	38	492)[1]	24	240	40	423	8	150	56	804				
C25	31	546	47	840					10	170	33	628				
C27					9	110										
C28	9	158	16	238									24	409	(45)	(492)
C30					12	125	23	305	4	40	17	170				
C33	13	125	27	264									22	352	48	759
C34 K					7	90	8	100								
C35 K	a: 7	95														
	p: 33	333	(52)	(474)												
C36 K	10	158	12	174												
C37 K	6	90	(7)	(110)	a: 8	160	22	400								
					p:		(25)	(283)								
C38 K	6	89	(14)	(164)	9	130	17	280					a: 6	88	16	286
													p:		(44)	(640)
C39 K	4	60	(5)	(80)	8	130	15	172								
C40 K	8	160	12	220												
C41 K	a: 13	220	19	320												
	p:		(12)	(0)												
C42 K	6	72	38	529												

| | | |

Ermittelt man aus den Versuchszahlen dieser Reihe den Durchschnitt, so ergibt sich, daß pro Vt 197,2 Einzelversuche bis zum Lernerfolg nötig waren.

Ordnet man die operierten Fische nach der Lerngeschwindigkeit in der *zweiten* ihnen andressierten Aufgabe (= B, vgl. Tabelle 3), dem Punktmuster IIa bzw. IIb, so erhält man folgende Stufung: C30 (40), C12 (90), C23 (126), C25 (170), C24 (240)[1], C33 (352), C28 (409).

Der Mittelwert aus allen bis zum statistischen Lernkriterium erforderlichen Einzelversuchen beträgt in dieser Reihe 203,9 Versuche pro Vt.

Auch hier stehen C30 und C12 wieder auf den ersten Plätzen. C28 ist auf den letzten Platz gerückt, da das Tier auf die neue Aufgabe alsbald mit Neuroseerscheinungen reagierte, die die Dressur bis zum statistisch gesicherten Erfolg erheblich verlängerten. Nach 45 Tagen und 492 Einzelversuchen mußte die Dressur abgebrochen werden, nachdem jegliches Arbeiten mit dem Tier unmöglich geworden war: Es saugte nur noch scheu und kraftlos, schwamm die Tafel erst nach langem Zögern an und ließ sich zum Schluß auch nicht mehr locken, sondern reagierte auf jeden Eingriff des Vl mit nervösen und oft heftigen Fluchtbewegungen.

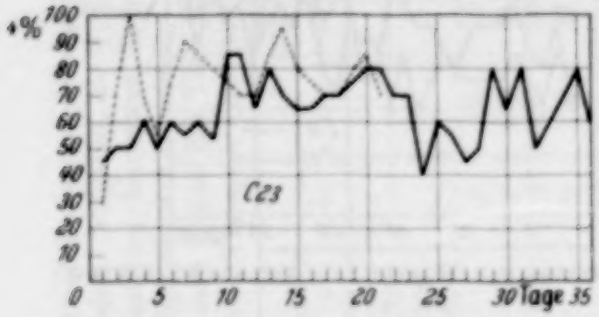


Abb. 3. Lernkurven von C23 in den Aufgaben Ia (4W/8W: ——) und IIa (4Ps/2Pw: - - - - -)

C23 steht in der letztgenannten Reihe etwas zu weit vorne, da ihm an den ersten 3 Dressurtagen durch permanent linksseitige Darbietung des positiven Zeichens (wegen extremer Rechtsstetigkeit) eine wesentliche Dressurhilfe gegeben wurde, die eine zu hohe Lernleistung vortäuscht (vgl. die Lernkurve, Abb. 3). Später konnte die Hilfe fortbleiben, da dieser Fisch trotz einer deutlichen, fortdauernden Tendenz für die rechte Seite allmählich immer sicherer wurde und den unregelmäßigen Seitenwechsel des positiven Zeichens schließlich gut verfolgte, auch bei beidseitiger Beköderung in Tests und Transpositionen. Auffällig ist auch, daß er bei der Dressur der Punktmuster-Aufgabe (IIa) recht gut zielte und kräftig saugte, während er bei der Rasterdressur das Futterloch meist erst nach wiederholten Versuchen traf und das Futter stets beißend (statt saugend) zu erlangen suchte (vgl. S. 216). Es dürfte sich hierbei eher um Dressurneurosen als um operationsbedingte zentralnervöse Störungen handeln. Die starke Rechtstendenz scheint jedoch operationsbedingt zu sein (vgl. Kap. E2).

[1] Für C24 war die 2. Aufgabe (=B) ausnahmsweise Ib=8W/4W

C24 brauchte bis zum statistischen Lernkriterium von Aufgabe Ib, die für dieses Tier ausnahmsweise die zweite Dressuraufgabe (= B) war (vgl. Tabelle 3 und 4), 43 Versuche und 4 Tage mehr als für seine erste Dressuraufgabe (= A: Kreisscheibe gegen Kreuz; vgl. S. 183). Seine dritte Dressuraufgabe (= C), das Punktmuster, absolvierte es mit 150 Versuchen in 8 Tagen am schnellsten.

Schneller als den Raster erlernte auch C25 das Punktmuster (170 Versuche an 10 Tagen gegen 546 Versuche an 31 Tagen). Der Grund wird — wie schon auf S. 185 erwähnt — z. T. darin zu suchen sein, daß beim Training des Rasters die Dressurmethode noch nicht voll ausgebaut war und der Vl noch nicht genügend Erfahrung gesammelt hatte. Bei der Punktmuster-Dressur aber waren derartige anfängliche Schwierigkeiten überwunden.

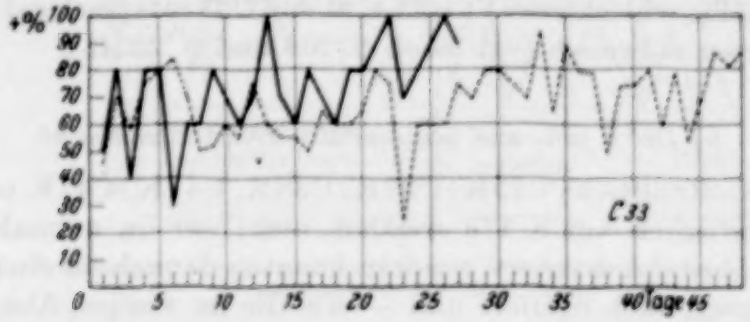


Abb. 4. Lernkurven von C33 in den Aufgaben Ia (4 W/8 W: ——) und IIb (2 Pw/4 Ps: - - - - -)

Die relativ lange Lernzeit von C33 bei der Dressur des Punktmusters im Gegensatz zu der des Rasters ist auf das Fehlen von Dressurhilfen, wie sie bei der Rasterdressur verwendet wurden und auf größere Nervosität und Reizbarkeit des Vt zurückzuführen (vgl. die Lernkurve, Abb. 4). Sicherlich spielt hier aber auch die von A. Rossmann (1959) beobachtete Tatsache eine Rolle, daß sich Fische (Elritzen und Stichlinge) viel schwerer auf die kleinere von 2 durch Punkte dargestellte Zahlen dressieren lassen als auf die größere.

Versucht man, die eben besprochenen Vt nach ihrer Lerngeschwindigkeit in *beiden* Aufgaben (Raster und Punktmuster) zu ordnen, so erhält man die im folgenden aufgeführte (fallende) Reihe. Die Stellung der einzelnen Vt ist hierin durch den Mittelwert (M) festgelegt, der sich aus der Anzahl der Einzelversuche ergibt, die in der ersten und zweiten Dressuraufgabe zum Erreichen des Lernerfolges erforderlich waren (= 1. und 2. eingeklammerte Zahl):

1. C12 (50; 90; M = 70)
2. C30 (125; 40; M = 82,5)
3. C23 (220; 126; M = 173)
4. C24 (197; 240; 150; M = 199)
5. C33 (125; 352; M = 238,5)
6. C28 (158; 409; M = 283,5)
7. C25 (546; 170; M = 358)

Der Durchschnitt der Mittelwerte beträgt 200,6 Versuche pro Vt. C23 und C33 stehen in dieser Anordnung wegen der bei ihnen bisweilen erforderlich gewesenen Dressurhilfen (vgl. S. 216 und 217) zu weit vorne. C25 erscheint infolge der erwähnten Dressurstörungen (S. 189) und C28 wegen der im Laufe der Punktmusterdressur aufgetretenen Neurosen (S. 214) zu weit am Ende. Bei Berücksichtigung dieser Korrekturvorschläge kommt man schließlich zu folgender (fallender) Leistungsreihe: C12, C30, C28, C25, C23, C24, C33.

Wie die später durchgeführten histologischen Kontrollen zeigten, laufen die unterschiedlichen Lernleistungen der einzelnen Vt dem Ausmaß der operativen Mittelhirnverletzungen parallel. Die Fische mit den besten Dressurleistungen und geringsten Hirnläsionen (C12, C30) stehen am Anfang der Reihe, während die am Ende stehenden, leistungsmäßig schlechteren Vt C23, C24 und C33 entsprechend schwerere Schädigungen aufweisen (vgl. auch S. 208 und S. 223ff.).

b) Die 6 prä- und postoperativ dressierten Fische

Die 6 Kontrollfische C35K, C37K, C38K, C41K, C47K und C48K wurden, wie schon auf S. 175 erwähnt, nicht nur im normalen, nichtoperierten Zustand dressiert, sondern konnten danach, in einem 2. und 3. Arbeitsgang, auch operiert und — wie die im vorigen Abschnitt besprochenen Versuchstiere — in postoperativen Dressurversuchen verwendet werden. Drei von ihnen, C35K, C47K und C48K, konnte ich hierbei bis zum Lernerfolg dressieren (vgl. Tabelle 4, p!) und den Fisch C48K sogar im postoperativen Transpositionstest prüfen (vgl. Tabelle 6, p[1]). Von den 3 anderen Vt (C37K, C38K, C41K) war C41K überhaupt nicht mehr dressierbar. Während der 12 Tage, an denen ihm täglich für 20—50 min die stark beköderte Tafel geboten wurde, näherte es sich ihr nie in zielstrebiger Anschwimmreaktion, sondern nur mehr oder weniger zufällig und traf beim Saugen oder Schnappen nie das Futterloch. Später zeigte es einige Male heftige Anfälle ungehemmter Flucht, oft schon bei den geringsten Anlässen, und schließlich sich allmählich verstärkende Koordinations- und Bewegungsstörungen sowie spastische Zustände, so daß es getötet wurde (vgl. S. 180). — Die Fische C37K und C38K kamen zwar willig an die Dressureinrichtung, waren aber durch die Operation derart geschädigt (stark sehgestört und seitenstet), daß keiner von ihnen zu irgendeiner Zeit nach der Operation das statistische Lernkriterium erreichte, trotz erheblicher Dressurhilfen (vgl. die postoperative Lernkurve von C37K, Abb. 5). So wurde in den ersten Tagen kein Netz verwendet und die

[1] Die in Tabelle 6 für C44K angegebene postoperative Transposition (Test Nr. 1) erfolgte nach einer *Schädel*operation (vgl. S. 181).

Tafel öfter unmittelbar (3—5 cm) vor dem Vt ins Becken gesenkt. Auch hing zunächst das Futter weit aus dem positiven Futterloch heraus. Der Fisch C37K war stark sehgestört, vielleicht links völlig blind, da er (wie auch C11) stets etwa 0,5—1 cm rechts neben dem Futterloch, gelegentlich auch rechts neben der Tafel an der Aquarienwand, nach Futter saugte. C38K hingegen, der in den ersten 4 Wochen nach der Operation in schräger Linkslage schwamm und eine starke, spastische Körperkrümmung nach links aufwies, so daß er anfangs nur in Linkskreisen schwimmen konnte, war durch diese — sich erst allmählich lösende — Seitenschwimmigkeit stark behindert. Später trat eine ebenso hinderliche Rechtstendenz auf, die nur schwer zu beseitigen

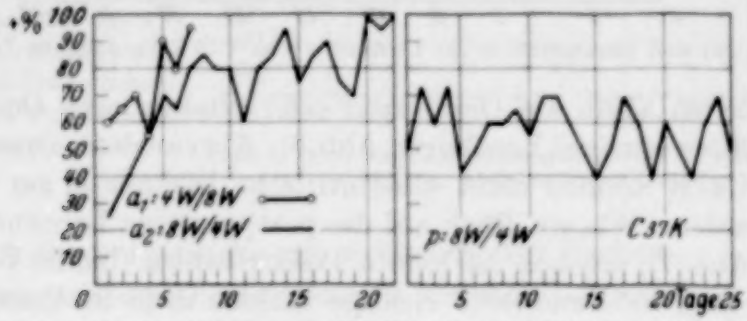


Abb. 5. Präoperative Lernkurven von C37K in den Aufgaben Ia und Ib (a_1, a_2) und postoperative Kurve in Ib (p)

war. Da trotz ununterbrochener täglicher Dressurarbeit keine Aussicht auf einen baldigen Lernerfolg bestand und die Versuche mit diesen Tieren sehr zeitraubend waren, wurden C37K nach 300 Versuchen, die sich über 27 Tage erstreckt hatten, und C38K nach 640 Versuchen (an 44 Tagen) getötet.

Von den 3 nach der Operation mit Erfolg dressierten Kontrollfischen (C35K, C47K, C48K) steht C47K mit nur 70 bis zum Lernkriterium erforderlichen Einzelversuchen an der Spitze. Darauf folgen C48K mit 210 Versuchen an 10 Tagen und schließlich C35K, der allerdings nur mit stärksten Dressurhilfen und nach 34 Tagen und 333 Versuchen zu einem Lernerfolg kam. Während C48K schon wenige Tage nach der Operation wieder wie ein normales, nichtoperiertes Vt arbeitete, zügig an die Tafel ging und kräftig Futter saugte, bei Wahlen deutliche Entscheidungsbewegungen ausführte, die Dressurtests einwandfrei bestand und bald wieder zu Transpositionen verwendet werden konnte (vgl. Tabelle 4 und 6), zeigte C35K nach dem Eingriff eine extreme Linksstetigkeit, die auch durch dauernd rechtsseitige Darbietung des positiven Zeichens während sämtlicher 474 postoperativer Dressurversuche nicht gebrochen werden konnte. Der oben erwähnte Lernerfolg ist daher nur ein scheinbarer: in Wirklichkeit wurde das Vt nicht auf das optische Signal, sondern auf die linke Seite

dressiert. Viele Anzeichen deuten darauf hin, daß dieses Vt schwer sehgestört oder — zumindest rechtsseitig — blind war. Daher ließ ich das Futter am positiven Zeichen stets weit heraushängen. Die auffällige Spitze am 6. Tag der postoperativen Lernkurve und der spätere allmähliche

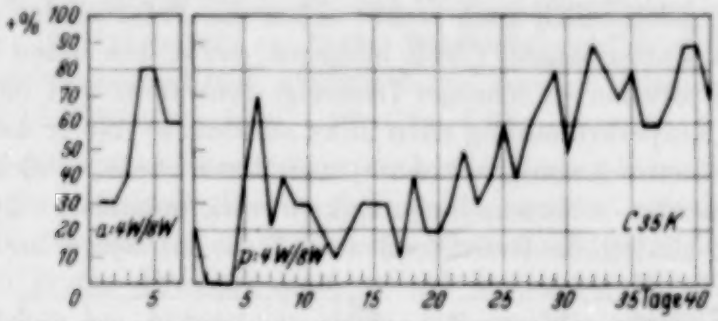


Abb. 6. Prä- (a) und postoperative (p) Lernkurve von C35K in Aufgabe Ia (4W/8W)

Anstieg dürften allein auf Ortsdressur oder olfaktorische Orientierung zurückzuführen sein (vgl. Lernkurve, Abb. 6). Aber auch die Dressurergebnisse von C47K können nicht ohne kritische Diskussion zur Kenntnis gegeben werden. Wie ein Blick auf die postoperative Lernkurve dieses Vt zeigt (Abb. 7), erfolgen nach 50% Positivwahlen (bei 30 Versuchen) am ersten Tag, 70% und 80% richtige Wahlen in je 20 Versuchen am 2. und 3. Versuchstag, womit eine gerade ausreichende statistische Sicherung des Lernerfolges gegeben wäre. Danach sinkt jedoch die Kurve stetig ab, da das Vt zunächst Rechtstendenz zeigte und dann so extrem linksstet wurde, daß selbst durch tagelange einseitig kontralaterale Darbietung des positiven Zeichens dieses Streben nicht zu brechen war. Die Versuche wurden nach 421 Einzelwahlen schließlich eingestellt, da ein Erfolg aussichtslos schien. Infolge der aufgetretenen Seitentendenzen konnten aber nach den Lernerfolgen des 2. und 3. Versuchstages keine Tests durchgeführt werden, die schlüssige Beweise für einen echten Lernerfolg in so kurzer Zeit geliefert hätten. In den unmittelbar vorangegangenen Gedächtnistests (mit beidseitiger Beköderung des Grundmusters) hatte das Vt jedenfalls mit nur 50% Richtigwahlen (bei 50 Einzelversuchen an 2 Tagen, vgl. Tabelle 1) versagt. Man wird daher annehmen dürfen, daß auch das am 2. und 3. Versuchstag erreichte Lernkriterium einer Nachprüfung durch Tests mit Doppelbeköderung nicht standgehalten hätte.

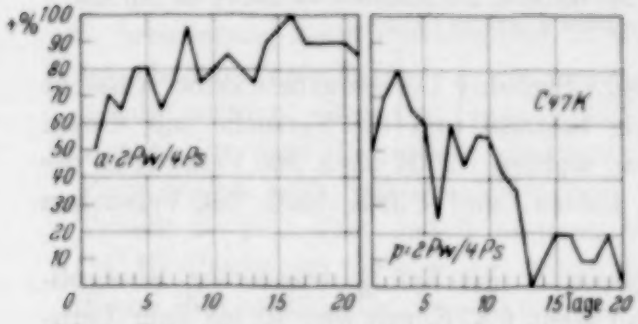


Abb. 7. Prä- (a) und postoperative (p) Lernkurve von C47K in Aufgabe IIb (2Pw/4Ps)

Aus den vorstehenden Diskussionen der 6 postoperativ dressierten Kontrollfische ergibt sich also, daß nur 1 Vt (= 16,6%), nämlich C48K, eindeutige Lernleistungen aufwies und daß nur dieses Tier zu nachfolgenden Transpositionen geeignet war (vgl. die Lernkurve — Abb. 8 — und die Tabellen 4 und 6).

Eine ähnliche Prozentzahl, nämlich 15,1%, würde man erhalten, wenn man aus der oben (S. 190) aufgestellten mittleren Lerngeschwindigkeitsreihe der nur postoperativ dressierten Fische die beiden mit Hilfen dressierten Vt C23 und C33 ausschlösse, so daß nur noch 5 voll geeignete Fische blieben (C12, C30, C28, C25, C24). Es ergibt sich also, daß die bei den hier vollzogenen Mittelhirnoperationen gesetzten tectalen und subtectalen Läsionen 85% der Vt so stark schädigten, daß sie für Dressurversuche auf Raster- und Punktmuster nicht mehr verwendbar waren.

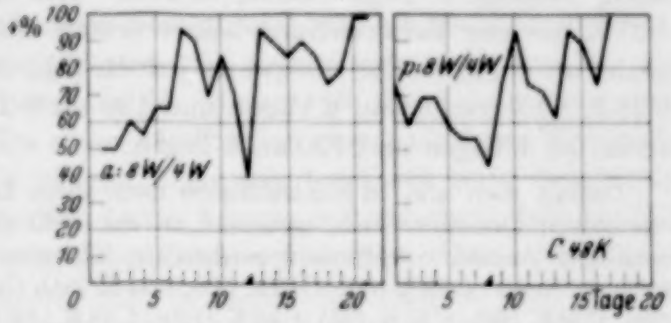


Abb. 8. Prä- (a) und postoperative (p) Lernkurve von C48K in Aufgabe Ib (8W/4W)

3. Dressurversuche mit nichtoperierten Fischen

(Präoperative Dressurversuche mit Kontrolltieren)

Die 16 Kontrollfische, C34K—C49K, sollten Vergleichszahlen für die Lerngeschwindigkeit und das Transpositionsvermögen normaler, nichtoperierter Karauschen liefern, die unter gleichen Verhältnissen wie die Hirnoperierten gehalten und getestet wurden. Ich dressierte daher alle 16 Fische bald nach dem Fang und der Eingewöhnung ohne vorherige Operation (vgl. S. 175) und erreichte bei allen nach kurzer Zeit signifikante und durch Tests gesicherte Lernerfolge (vgl. Tabelle 4). Von den 16 Vt mußten nur 3 nach einigen Tagen vergeblicher Zähmungs- und Anlernversuche ausgeschieden werden, da sie ihre Scheu nicht ablegten und von der Tafel kein Futter nahmen oder zu langsam arbeiteten. Sie wurden durch neue Tiere ersetzt, die die Nummer ihrer Vorgänger erhielten. Vier andere Fische (C38K, C41K, C43K, C49K) zeigten vorübergehende Dressurneurosen, die sich in leicht auslösbaren Fluchtreaktionen, gelegentlichen akinetischen Zuständen und vor allem dem vergeblichen und daher häufig wiederholten beißenden (statt saugenden) Schnappen an der Tafel äußerten (vgl. dazu C23, S. 216). Bei C38K trat diese fehlerhafte Saugtechnik während der Umdressur, also offensichtlich während einer Konfliktperiode auf. Bei den anderen 3 Vt war kein ähnlicher Anlaß deutlich. — Bei den vor der Operation dressierten Kontrollfischen waren also nur 3 = 12,5% (bzw. 7 = 43,75%) dressurungeeignet.

C37K, C38K und C39K wurden zunächst auf Aufgabe Ia trainiert, dann aber auf die Aufgabe Ib *umdressiert*, weil ich wegen der erstaunlich

kurzen Lernzeit von nur 6 bzw. 4 Tagen bei ihrer ersten Aufgabe (Ia) — einer mir bis dahin noch nicht bekannten Lerngeschwindigkeit meiner Versuchsfische — annehmen mußte, daß in den Spontantests eine Bevorzugung des positiven Zeichens zufällig nicht deutlich geworden sein könnte. Diese neuen Dressuren dauerten länger als das Training der ersten Aufgabe, da sie für die Tiere zunächst starke Konflikte bedingten (vgl. C38K, S. 193). Wie Tabelle 4 zeigt, benötigte C37K bis zur Beherrschung seiner ersten Aufgabe (Ia) 90 Einzelversuche an 6 Tagen, für die zweite jedoch (Ib) 160 Versuche an 8 Tagen, C38K 89 Versuche an 6 Tagen und 130 an 9 Tagen und C39K 60 Versuche an 4 Tagen und 130 an 8 Tagen.

Ordnet man alle 16 Kontrollfische nach ihrer Lerngeschwindigkeit im präoperativen Dressurversuch, gemessen an der Zahl der bis zum Lernerfolg notwendigen Anzahl von Einzelversuchen (in Klammern), so erhält man folgende fallende Reihe: C39K (60), C42K (72), C44K (84), C38K (89), C47K (90), C37K (90), C34K (90), C35K (95), C46K (120), C48K (140), C36K (158), C40K (160), C45K (160), C43K (170), C41K (220), C49K (270) (vgl. Tabelle 4).

Waren wie bei C47K, C37K und C34K oder wie bei C40K und C45K gleiche Versuchszahlen vorhanden, so entschied die Anzahl der bis zum Lernerfolg erforderlichen Versuchstage über die Stellung in der Reihe. Von den umdressierten Fischen waren hier die Zahlen der ersten ihnen andressierten Aufgabe entscheidend für die Beurteilung ihrer Lerngeschwindigkeit. Die zeitweise neurotischen Vt liegen — mit Ausnahme von C38K — am Ende der Reihe.

Der Mittelwert aus den Anzahlen von Einzelversuchen, die bei den noch unoperiert dressierten Kontrollfischen bis zum Erreichen des Lernerfolges erforderlich waren, beträgt 129. Dieser Zahl stehen die entsprechenden mittleren Versuchszahlen der 11 postoperativ dressierten Vt von rund 197 bzw. 204 bzw. 201 Einzelversuchen gegenüber (vgl. S. 188, S. 190). Nimmt man die letztgenannte Zahl als Bezugswert, so ergibt sich, daß für die postoperativ dressierten Fische C4 — C33 im Mittel etwa 70 Versuche (= 36%) mehr bis zum statistisch gesicherten Lernkriterium notwendig waren als für die Kontrolltiere.

4. Beobachtungen über neurotische und akinetische Erscheinungen

Die schon mehrfach erwähnten *Neurose*erscheinungen meiner Vt entsprechen den von A. SCHULTE an monokular dressierten Fischen beschriebenen: „abnorm große Schreckhaftigkeit", „gesteigerte Unruhe" und „Zustände völliger Apathie". Oft war eine Überforderung im Lern- oder Transpositionsprozeß, etwa eine Konfliktsituation bei der Wahl, die deutliche Ursache solchen Verhaltens. Da es jedoch in erster Linie bei postoperativ dressierten Fischen auftrat, ist anzunehmen, daß es entweder durch die Operation direkt ausgelöst wurde oder daß der Eingriff die Disposition der Vt dafür verstärkt hat. Manche der operierten Fische zeigten in den ersten Tagen nach dem Eingriff ein

Verhalten etwa von der Art, wie es S. Dijkgraaf als Folge von Cerebellum-Läsionen beschreibt: „bewegungsloses Verharren, abgewechselt durch schreckhaftes Herumschießen im Aquarium mit Anprallen an die Wände, auch ohne äußere Reizung". Der Anprall an die Wände erfolgte bei meinen Vt oft sehr heftig. Zwei Fische (C17 und C21) wurden nach derartigen Fluchtanfällen, die nachts erfolgt sein mußten, am anderen Morgen mit eingeranntem Maul tot aufgefunden.

Diese *Hemmungslosigkeit* der Bewegungen war ein besonderes Kennzeichen schwerer lädierter Fische. Sie zeigte sich nicht nur in den Fluchtanfällen, sondern auch in der Stereotypie des Schnappens oder Saugens an der Tafel. Da diese nämlich bei einem einzigen Wahlgang stets so lange im Becken hängen blieb, bis der Fisch seine Belohnung am positiven Zeichen erhalten hatte, konnte es geschehen, daß das Tier seine Saugversuche am negativen Zeichen in kurzen Abständen (meist < 1 sec) so oft wiederholte, bis die Reaktion ermüdet war und es erst dann zum belohnten Signal überwechselte. Diese Stereotypie war bei den nichtoperierten Kontrollen viel weniger ausgeprägt als bei den Operierten. Das vergebliche Saugen am negativen Zeichen wurde bei ihnen im allgemeinen höchstens 2—3mal wiederholt, nur bei 2 neurotischen Kontrollfischen, die später ausgewechselt wurden, bis maximal 9mal. Operierte hingegen wiederholten das unbelohnte Saugen viel häufiger, oft bis 20mal (C23, C24 und C33 sowie — im postoperativen Dressurversuch — C37K und C38K), in einem Extremfall (C35K postoperativ) sogar 57mal. Stereotypie und Hemmungslosigkeit der Fluchtreaktionen sind Ausdruck erhöhter Reizgebundenheit, d. h. des Unvermögens, sich einer Reizeinwirkung durch autonome, zentralnervöse Steuerung zu entziehen (vgl. L. Hosch 1936/37).

Bei den *akinetischen Zuständen* (vgl. das zusammenfassende Referat von F. Steiniger 1936) ließen sich hier 3 Typen unterscheiden: die durch Schreckstoffe ausgelösten, die neurotischen und die operationsbedingten Akinesen. Die beiden ersten Typen treten bei den Operierten wie Nichtoperierten in den entsprechenden Situationen in gleicher Weise auf, — der zweite, die neurotische Akinese, allerdings bei den Operierten viel häufiger. Der dritte Typ, die operationsbedingte Akinese, kann die Folge verschiedener Akinese auslösender Faktoren sein, z. B. der durch die Operation freigemachten Schreckstoffe, einer verstärkten zentralnervösen Labilität sowie spontaner bzw. durch Wundreiz oder Leitungsstörungen im Regenerat ausgelöster Fluchtanfälle, bei denen das Tier zu heftig gegen die Aquarienwände geprallt war. Sie stellt somit möglicherweise keinen dritten, spezifischen Sondertyp dar. In einigen Fällen schien diese Art von Bewegungslosigkeit auch nur eine extreme Verlangsamung zu sein, vielleicht als Folge der — hier nachweisbaren — ein- oder beidseitigen Exstirpationen der Valvula, oder ein

schlafähnlicher Zustand (vgl. E. Babák 1917), der, parallel den Befunden von A. und B. Chauchard (1930), durch den Druck des die Wunde verschließenden Vaselinepfropfens auf das Gehirn bewirkt worden sein konnte.

Die neurotischen Akinesen, der zweite Typ, treten im Zusammenhang mit den oben beschriebenen Neurosen auf, meist als Endstadium schwerer Fälle. Als Beispiel sei das Verhalten von C12 kurz dargestellt. Im Laufe der Transpositionstests mit Punktmustern wurde das Vt aus unbekannten Gründen von Tag zu Tag reizbarer und schreckhafter, saugte nur noch kraftlos und ungezielt und unterbrach die Arbeit oft bei geringen Störungen (z. B. oft schon beim leisen, klingenden Anschlagen des Täfelchens an die Beckenwand beim Eintauchen). Nach derartigen Pausen konnte es öfter durch Darbietung von Tubifex von der Pinzette („Locken") zu weiteren Versuchen angeregt werden. Einige Male beendete es diesen Zustand aber auch durch spontanes Vorschnellen gegen die Tafel. Es schnappte blitzschnell und ungezielt irgendwo an den Dressurzeichen herum und blieb dann unter der Tafel stehen. Auf eine — manchmal nur sehr geringfügige — Bewegung des Vl schoß es wie eine gespannte Feder zur Vorderwand zurück und stieg aufgeregt schwänzelnd in einer Ecke auf und ab. (Dies Verhalten wird im vorstehenden oft als neurotischer Fluchtanfall bezeichnet.) Nach derartigen Anfällen war eine Fortsetzung der Arbeit meist unmöglich. Entweder verfielen die Tiere immer leichter und öfter in die geschilderten Zustände, oder sie kamen in das Endstadium, die neurotische Akinese. Hierbei verhält sich der Fisch völlig reglos, hat alle Flossen angelegt und zeigt weder Kiemendeckel- noch Flossen- noch Augenbewegung. Er reagiert nicht auf Beschattung, Händeklatschen oder auf eingestreute Tubificiden, auf letztere oft auch dann nicht, wenn sie unmittelbar vor seinen Augen oder seinem Maul zu Boden sinken oder gar auf seinen Nacken fallen.

Das scheue Verhalten vieler Fische und ihr oft außerordentlich langsames und träges Reagieren auf die Dressureinrichtung, auch ihr kraftloses Saugen und die Neigung zu Neurosen, kurz alles, was sie ungeeignet zur Dressur machte, war in vielen Fällen mit ein- oder beidseitiger Abtragung der Valvula cerebelli korrelierbar (vgl. Kap. E2).

D. Transpositionsversuche nach Exstirpation von Teilen des Tectum opticum

1. Raster-Transpositionen

Die Transpositionen verliefen, wie in Kapitel B (S. 178) bereits besprochen, stets in der Weise, daß dem Vt zunächst 10mal das Grundmuster geboten wurde (Nachdressur), worauf dann die 10 Transposi-

tionstests mit beidseitiger Beköderung folgten. Die Vt wurden normalerweise 3 Tage hintereinander in derselben Transpositions-Aufgabe getestet. Daher beziehen sich die in den Tabellen 5—8 angegebenen Prozentzahlen für gewöhnlich auf 30 Einzeltests.

Wie die Tabellen 5 und 6 zeigen, konnten von insgesamt 11 operierten und dann bis zum Lernerfolg dressierten Fischen (C4—C33, vgl. Tabelle 3) nur 5, nämlich C12, C24, C28, C30 und C33, in 8 oder mehr Abwandlungen des Raster-Grundmusters (Transpositionsaufgaben) getestet werden und 2 weitere, C25 und C23, in 5 bzw. 2 Transpositionen. Mit 4 Fischen (C4, C5, C11, C27) waren Transpositionsversuche nicht möglich. Sie waren durch die Operation zu stark verhaltensgestört und hatten auch nur mit erheblichen Dressurhilfen zum Lernerfolg gebracht werden können (vgl. die Charakteristika, S. 218f.). — Auch bei C23 waren keine einwandfreien Ergebnisse erreichbar, da das Vt trotz aller Hilfen (vgl. S. 216) eine Neurose nicht völlig überwand und das daher öfter erforderliche Eingreifen des Vl die Versuchsergebnisse fraglich erscheinen ließ. Nach den beiden Transpositionsaufgaben Nr. 4 und 5 wurden die Versuche daher abgebrochen und — mit besserem Erfolg — die Punktmuster 4 Ps/2 Pw (vgl. Tabelle 4 und Abb. 3) andressiert. — C25 absolvierte nach der sehr lange dauernden Lernzeit sämtliche 5 Transpositionen erfolgreich (vgl. H. J. McNamara und E. L. Wike 1958), sowohl die Verschiebung in den negativen Bereich (Negativverschiebung) (Transpositionsaufgabe Nr. 2, Tabelle 5) als auch die beid- oder einseitigen Drehungen des Grundmusters um 90° (Nr. 4 und 5) und die Gestaltmodifikationen (Nr. 7 und 8, Tabelle 5). — Der Fisch C33, der in 11 Rastermodifikationen getestet wurde, zeigte nicht nur bei den Rastern, sondern auch bei den Punktmusterabwandlungen die schlechtesten Ergebnisse unter allen in Transpositionsversuchen getesteten Vt. Er meisterte nur 5 Raster-Testaufgaben (Nr. 3, 4, 5, 6, 8), darunter aber merkwürdigerweise die Positivverschiebung 4 W/8 W → 3 W/4 W (Nr. 3) signifikant mit 80% (an 3 Tagen mit je 10 Versuchen insgesamt 80% richtige Wahlen). Er versagte jedoch deutlich bei der Negativverschiebung, und zwar bei der Verstärkung des Unterschiedes zwischen Grob- und Feinraster durch Verwendung von 24 W (Streifenbreite 0,62 mm, Transpositionsaufgabe Nr. 2) noch deutlicher (mit nur 25% Richtigwahlen) als bei der Standarddifferenz 8 W/15 W (Aufgabe Nr. 1: 46% positive Wahlen). Ihm gelangen auch nicht die Doppeltranspositionen Nr. 9 und 10. Hierbei versagte er übrigens im umgekehrten Verhältnis wie bei den eben (Nr. 1 und 2) besprochenen einfachen Verschiebungen ohne Drehung: bei 8 S/24 S 40% Positivwahlen, bei 8 S/15 S 10% Positivwahlen. Die Doppeltransposition Nr. 11 der vorher erfolgreich bestandenen, einfachen Positivverschiebung 3 W/4 W (= Nr. 3), nämlich die Drehung nach 3 S/4 S (= Nr. 11), gelang dem Fisch auch

Tabelle 5. *Elf Raster-Transpositionen der Aufgabe Ia (4W/8W)*
Erläuterungen: vgl. Legende von Tabelle 6.

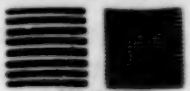
+ –	C12	C23	C25	C28	C33	C41K	C42K
Ia 4W/8W							
1 8W/15W	4 **83,3** +			1 **85,7** +	4 **46** –	1 **71,6** +	1 **63,3** – 2 **82,5** + 10 **85** + 11 **100** +
2  8W/24W			1 **96** +		5 **25** –		
3 3W/4W	7 **56,6** –			2 **50** – 8 **60** –	6 **80** +	2 **50** –	3 **80** + 4 **72** + 14 **80** +
4 4S/8S	2 **93,3** +	1 **46,6** –	2 **75,7** +	3 **83,3** +	1 **76** +	3 **60** –	5 **90** +
5 4W/8S	1 **90** +	2 **80** +	5 **85** +	4 **96,6** +	2 **75** +		6 **96,6** +
6 4S/8W	3 **86,7** +			5 **76,5** +	3 **90** +		7 **75** +
7 $4W_x/8W_x$	5 **83,3** +		4 **77,5** +	7 **92** +	7 **65** – 8 **70** +		8 **75** +
8 $4W_{well}/8W_{well}$	6 **83,3** +		3 **80** +	6 **100** +	9 **80** +		9 **90** +
9 8S/15S	9 **90** +			9 **63,3** –	10 **10** –		12 **100** +
10 8S/24S	8 **30** –			10 **81,1** +	11 **40** –		
11 3S/4S					12 **53,3** –		13 **35** –

Tabelle 6. *Zehn Raster-Transpositionen der Aufgabe 1b (8 W/4 W)*

In jeder Rubrik bezeichnet die an erster Stelle stehende Zahl die Reihenfolge, in der die einzelnen Testaufgaben dem betreffenden Vt geboten wurden, und die an zweiter Stelle stehende Zahl die Positivprozentsätze; +- oder —-Zeichen kennzeichnen signifikanten oder erfolglosen Verlauf der Tests.

+ —	C 24	C 30	C 37 K	C 38 K	C 44 K	C 46 K	C 48 K
1b 8 W/4 W							
1 15 W/8 W	5 **60** —	2 **30** —	1 **30** — 5 **20** — 7 **10** —	1 **33,3** — 4 **40** —	3 **23** — 4 **42,5** — p:13 **50** —	3 **40** — 4 **22,5** —	3 **26,6** — 4 **64** — p:12 **36,6** —
2 24 W/8 W		3 **0** —		2 **30** —			
3 4 W/3 W	4 **86,7** +	1 **97,5** + 4 **90** +	2 **36,6** — 4 **57,5** — 8 **30** —	3 **62,5** —	1 **32,5** — 2 **35** —	1 **66,7** — 2 **83,3** +	1 **72** — 2 **75** + p:13 **57,5** — p:14 **20** —
4 8 S/4 S	1 **75** +	5 **93,3** +	3 **60** — 6 **50** — 9 **90** +	5 **50** —	5 **90** +	5 **90** +	5 **96,7** + p:15 **100** +
5 8 S/4 W	3 **73,3** +	7 **43,3** —	11 **100** +		7 **83,3** +	7 **80** +	7 **80** + p:16 **90** +
6 8 W/4 S	2 **96** +	6 **100** +	10 **100** +		6 **95** +	6 **100** +	6 **100** +
7 8 W_x/4 W_x	6 **75** +	8 **96,6** +			8 **100** +	8 **95** +	8 **100** +
8 8 W_{well}/4 W_{well}	7 **83** +	9 **96** +			9 **100** +		
9 15 S/8 S					10 **45** — 12 **25** —	10 **20** — 11 **30** —	10 **50** — 11 **35** —
10 4 S/3 S	8 **86,6** +	10 **90** +			11 **100** +	9 **100** +	9 **100** +

nicht mehr (53,3% Richtigwahlen). Die einfachen Drehungen des positiven oder des negativen Zeichens oder beider Signale um 90° (Transpositionsaufgaben Nr. 6, 5, 4) schienen ihn nicht zu verwirren, da er das positive Signal dennoch eindeutig bevorzugte. H. J. HAGER fand dagegen in seinen Versuchen mit unoperierten Elritzen, daß bei Rasterdrehungen um 90° die Vt versagten. — Die beiden anderen auf Aufgabe Ia dressierten Fische, C12 und C28, die bis auf die Positivverschiebung (4W/8W → 3W/4W, Nr. 3) alle Tests einwandfrei bestanden, versagten auch in je einer Doppeltransposition: C12 bei 8S/24S (= Nr. 10) mit nur 30% richtigen Wahlen (d. h. Wahl von 8S) und C28 bei 8S/15S (= Nr. 9) mit 63,3% Treffern; und zwar versagten sie jeweils in der ihnen zuerst gebotenen Doppeltranspositionsaufgabe, während sie die zweite bestanden (C12 bestand Nr. 9, C28 die Aufgabe Nr. 10; vgl. Tabelle 5). Dies legt die Vermutung nahe, daß durch ein allmähliches Vertrautwerden mit einer neuen Situation, wie sie die Doppeltransposition darstellt, ganz allgemein die Sicherheit im Lösen von Transpositionsaufgaben steigt.

Das Versagen von C12 und C28 in der Positivtransposition 4W/8W → 3W/4W möchte man vielleicht dadurch zu erklären versuchen, daß die Vt die 3 und 4 breiten und dicht beieinanderliegenden Streifen nicht mehr voneinander hätten unterscheiden können. Dagegen sprechen jedoch die Untersuchungen von K. HERTER (1930, Müller-Lysersche Täuschungsfiguren), H. J. HAGER sowie A. MEESTERS (1940/41) über das optische Differenzierungsvermögen der Fische und meine Ergebnisse mit C24 und C30, die den Test Nr. 3 eindeutig meisterten (vgl. Tabelle 6). Allerdings bedeutete für C24 und C30 das Rasterpaar Nr. 3 (3W/4W) keine Verschiebung ihres Grundmusters 8W/4W in *positiver* Richtung, wie das für C12, C25 und C33 der Fall war, die ja auf 4W/8W dressiert waren, sondern eine *Negativverschiebung*. Bei einer solchen besteht aber nicht die bei der Positivtransposition gegebene Gefahr einer absoluten Bevorzugung des ehemaligen Positivsignals, da letzteres ja bei der Verschiebung aus dem Musterpaar verschwindet (z. B. 8W/4W → 4W/3W). Eine Rasterbreitenverschiebung in negativer Richtung stellt also an das Transpositionsvermögen der Vt (im Sinne relativen Wählens) nicht so hohe Anforderungen wie eine Positivverschiebung (vgl. A. MEESTERS, S. 98/99 und J. A. BIERENS DE HAAN 1928, S. 470). Unabhängig hiervon bewiesen aber C24 und C30 durch ihre richtigen Wahlen zwischen dem 3W- und 4W-Raster, daß beide voneinander unterscheidbar waren und das Versagen von C12 und C28 nicht etwa auf ungenügender Differenzierbarkeit beruhen konnte.

Sehr merkwürdig ist nun allerdings das fast vollständige Versagen der nichtoperierten Kontrolltiere in der *Negativverschiebung* 8W/4W → 4W/3W (vgl. Tabelle 6, Nr. 3), die doch von C24 und C30 eindeutig

gelöst wurde. Bei den 5 Kontrollfischen, die auf Aufgabe Ib (8W/4W) dressiert waren (C37K, C38K, C44K, C46K, C48K), sind in den insgesamt 12 Tests mit Transpositionsaufgabe Nr. 3 nur zwei mit positivem Ergebnis zu verzeichnen, und zwar bei C46K und C48K nur die Wiederholung der Negativverschiebung ohne vorherige Nachdressur. Die täglich unmittelbar vor den Transpositionen erfolgende Darbietung des nicht transponierten Grundmusters 8W/4W und die damit gegebene Festigung der Erinnerung an das positive und das negative Signal lassen an die Möglichkeit denken, daß die Vt in der nachfolgenden Negativverschiebung mit der Kombination 4W/3W (Tabelle 6, Nr. 3) die negative Bedeutung des 4W-Rasters — der ja nun positiven Wert bekommen hatte — noch so frisch und suggestiv im Gedächtnis hatten, daß sie eher den neuen, unbekannten Grobraster 3W wählten als das noch mit negativen Qualitäten beladene Muster 4W. Entsprechendes gilt für Positivverschiebungen. Unterstützt würde diese Erklärung durch die Leistungsverbesserung von C46K und C48K bei der Wiederholung des Transpositionstests Nr. 3 ohne vorherige Nachdressur (vgl. Tabelle 6). Die Erinnerung wäre dann hier so weit verblaßt, daß eine Verschiebung der Rasterbreite in negativer Richtung leichter nachvollzogen würde. [Vgl. die entsprechenden Befunde von W. Köhler (1918) und I. Menkhaus mit Hühnern: wenn die Tests — Positivverschiebungen von Helligkeitsunterschieden oder Rastern — zwischen die Dressuren eingeschoben wurden oder mit ihnen regelmäßig alternierten, überwogen die absoluten Wahlen deutlich über die relativen; s. auch J. A. Bierens de Haan.]

Der Erfolg dieser Wiederholung des Tests ohne Erinnerungsdressur ist allerdings bei C48K nicht besonders deutlich: 72% Richtigwahlen im Transpositionstest mit vorheriger Nachdressur, was bei n = 50 zur statistischen Sicherung nicht ausreicht, und 75% Treffer (= 3% mehr) im gleichen Test ohne vorherige Nachdressur, was aber bei n = 40 gerade noch signifikant ist.

Die beiden Operierten C24 und C30, die wie die eben besprochenen Kontrollen auf 8W/4W dressiert waren, lösten diese Negativverschiebung bezeichnenderweise sehr eindeutig positiv (vgl. Tabelle 6, Nr. 3: 4W/3W), was ebenfalls in der beschriebenen Weise gedeutet werden könnte: operationsbedingte Erinnerungsschwäche. Sehr bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch die Tatsache, daß sämtliche 5 Vt, denen die Doppeltransposition 8W/4W → 4S/3S (= Negativverschiebung plus Drehung) geboten wurde, nämlich die beiden Operierten C24 und C30 sowie die Kontrollen C44K, C46K und C48K, hierbei überraschend hohe Positivprozentsätze erreichten (C44K, C46K und C48K sogar je 100%; vgl. Tabelle 6, Nr. 10), obwohl sie in der einfachen Negativverschiebung ohne Drehung (Nr. 3) meist eindeutig versagt hatten. Auch hier ließe sich der Erfolg zwanglos dadurch erklären, daß

die Erinnerung an das in der Dressur negative Zeichen (4W), das in der Transposition positiven Wert erhält, durch die Drehung um 90° wesentlich erschwert wird. Es verliert seine negative, seine abstoßende Signalwirkung, die es in der Dressur besaß, und wird nun neben dem neuen Grobraster 3S bereitwillig angenommen.

Bei der *Positivverschiebung* 8W/4W → 15W/8W versagten die beiden Operierten C24 und C30 sowie sämtliche 5 Kontrollen (C37K, C38K, C44K, C46K, C48K) (vgl. Tabelle 6, Nr. 1), und zwar in den meisten Fällen signifikant; d. h. sie wählten meist statistisch real den in der Dressur und Nachdressur positiven, in der Transposition aber negativen 8W-Raster (= absolute Wahl). In einigen Fällen erfolgten die Wahlen allerdings nach dem Zufallsverhältnis, z. B. bei C24 und in der postoperativen Transposition bei C44K (Tabelle 6, Nr. 1). Bei der Verstärkung der Rasterbreitendifferenz von 15W/8W auf 24W/8W versagte C38K mit 30% Richtigwahlen in höherem Maße als vorher (vgl. Tabelle 6, Nr. 2 und 1), und C30 wählte bei diesem Zeichenpaar an den 3 Versuchstagen (mit je 10 Einzeltests) sogar 100% negativ, d. h. es wählte 30mal den — hier falschen — 8W-Raster. Der Grund hierfür dürfte nicht in mangelnder Sehschärfe des Vt liegen, es sei denn, diese wäre operationsbedingt, was aber gerade bei diesem nur schwach geschädigten Fisch recht unwahrscheinlich ist. Im 24-Streifen-Raster (24W und 24S) ist jeder Strich 0,62 mm breit; nach G. BRUNNER (1935) beträgt aber das Minimum separabile der Elritze in 8 cm Abstand bei mehr als 35 Lux 0,25 mm.

Auffällig ist die Verbesserung des Transpositionsergebnisses bei der Wiederholung der Transpositionsaufgabe Nr. 1 *ohne* vorherige Nachdressur, also ohne die Suggestion des Grundmusters mit dem entscheidenden 8W-Raster, der ja durch die Transposition die Wertänderung von positiv nach negativ erhält. So verbesserte C48K seine positiven Wahlen sehr wesentlich von 26,6% auf 64% und — schwächer, aber doch deutlich — C44K von 23% auf 42,5% und C38K von 33,3% auf 40% (vgl. Tabelle 6, Nr. 1). Bei C46K und C37K ist in entsprechenden Versuchen kein Anstieg, sondern ein Abfall der Richtigwahlen feststellbar (vgl. Tabelle 6, Nr. 1), wofür vielleicht neurotische Faktoren verantwortlich zu machen sein könnten.

Von sämtlichen getesteten Fischen lösten überhaupt nur 2 Vt eine Positivverschiebung erfolgreich (Tabelle 5, Nr. 3), und zwar der operierte Fisch C33, dessen zentralnervöse Leistungsfähigkeit auf Grund der Ergebnisse in den übrigen Transpositionstests nicht hoch einzuschätzen war (vgl. Tabelle 5 und 8 sowie die Charakteristik, S. 217), und der Kontrollfisch C42K, ein leicht erregbarer, sehr langsamer Fisch mit starker Rechtstendenz, der hier aber erstaunlich ruhig, sicher und zügig wählte. (Sein anfängliches Versagen in der Negativverschiebung mit

63,3% — vgl. Tabelle 5, Nr. 1 — ist übrigens in erster Linie durch die deutliche Bevorzugung der rechten Seite bedingt, die sich erst allmählich abschwächte.)

Zusammenfassung über die Rastertranspositionen

Insgesamt läßt sich feststellen, daß die Vt — Operierte und Kontrollen — bei der *Positivverschiebung* des Grundmusters Ia (4W/8W → 3W/4W) nach dem Zufallsverhältnis oder überhaupt richtig wählten (Tabelle 5, Nr. 3), während bei der entsprechenden Transposition von Dressuraufgabe Ib (8W/4W → 15W/8W; Tabelle 6, Nr. 1) die Positivprozentsätze tiefer lagen, also die absolute Wahl des 8W-Rasters überwog. Deutliche Unterschiede in den Leistungen der Kontrollen und der Operierten sind dabei nicht zu beobachten. Eine Erklärung geben die Untersuchungen von A. Meesters (S. 95ff.), nach denen bei Positivverschiebung die Neigung zu absoluten Wahlen überwiegt, wenn die Figuren-Unterschiede groß sind (in den vorliegenden Versuchen: 8W/4W → 15W/8W, d. h. praktisch Halbierung der Rasterbreite), daß aber relative Wahlen bei kleinen Unterschieden erfolgen (hier: 4W/8W → 3W/4W). Es ist also nicht ausgeschlossen, daß auch in unseren Versuchen mehr relative Wahlen erreichbar gewesen wären, wenn man die Rasterbreiten feiner abgestuft hätte. Damit wären auch die Unterschiede zu den Autoren, die ein deutliches Vorherrschen relativer Wahlen feststellen (Zusammenfassungen der Literatur bei A. Meesters sowie K. Herter 1953), möglicherweise nicht so groß geworden.

Die *Negativverschiebungen* der beiden Grundaufgaben (1.: 4W/8W → 8W/15W bzw. 8W/24W; 2.: 8W/4W → 4W/3W) fielen meinen Vt leichter als die Positivverschiebungen. Von insgesamt 13 hierin getesteten Fischen (6 in der Transposition des Grundmusters Ia und 7 in Ib) lösten 9 Vt die Aufgabe richtig (vgl. Tabelle 5, Nr. 1 und 2, und Tabelle 6, Nr. 3), nämlich C12, C25, C28, C41K, C24 und C30 schon bei der ersten Durchführung des Tests, und C42K, C46K und C48K bei der Wiederholung ohne vorherige Nachdressur. Auffällig ist dabei, daß von 5 getesteten Operierten 4 Fische den Test meisterten (C12, C25, C28, C24, C30), daß aber von den 7 Kontrollen nur 4 Tiere (C41K, C42K, C46K, C48K) bestanden, und zwar nur eines (C41K) gleich beim ersten Mal, die anderen 3 aber erst bei der Wiederholung des Tests (C42K, C46K, C48K). Zur Erklärung dieser Tatsache kommt wieder die oben angedeutete Möglichkeit einer operationsbedingten Erinnerungsschwäche in Frage, die im Falle der Negativverschiebung einen förderlichen Einfluß (im Sinne relativen Wählens) ausüben könnte. Nach W. Köhler und A. Meesters (S. 101) haftet das absolute Merkmal in der Erinnerung weniger fest als der Unterschied der beiden Wahlmuster („Strukturfunktion").

Tabelle 7. *Neun Punktmuster-Transpositionen der Aufgabe IIa (4 Ps/2 Pw)*
Erläuterungen: vgl. Legende von Tabelle 6.

+ −	C12	C23	C24	C25	C30	C45 K
IIa 4 Ps/2 Pw						
1 4 Pw/2 Ps	1 **62,5** −	1 **40** −	4 **55** −	1 **50** −	1 **58,2** − 2 **53,3** −	1 **35** −
2 3 Ps/3 Pw	2 **74** +	2 **66,6** −	1 **65** −	2 **75** +	3 **75** +	2 **85** +
3 4 Ps/2 Ps		3 **75** +	2 **80** +	3 **77** +	4 **82,5** +	3 **95** +
4 5 P/2 Pw		4 **80** +	5 **80** +	4 **64** −	5 **96** +	4 **100** +
5 5 P/2 Ps			6 **56,6** −	5 **75** +	6 **100** +	5 **75** +
6 3 Ps/2 Ps				6 **55** −	7 **89** +	
7 2 Ps/2 Pw				7 **40** −	8 **56** −	6 **86,7** +
8 4 P/2 Ps				8 **90** +	9 **95** +	
9 4 Pw/2 Pw			3 **35** −			

Die in den vorliegenden Untersuchungen deutlichen Unterschiede im Verhalten der Vt gegenüber Positiv- und Negativverschiebungen — Neigung zu relativer Wahl bei Verschiebung in negativer Richtung,

zu absoluter oder zumindest Zufalls-Wahl bei Positivverschiebung — fanden unter anderen auch A. Meesters (S. 95ff.) und — in allgemeinerer Form ausgedrückt — H. J. Hager (S. 292) bei Fischdressuren, J. A. Bierens de Haan in Graustufen-Verschiebungstests mit Nemestrinus-Affen sowie R. G. Rudel (1958) bei Transpositionsversuchen mit 21—45 Monate alten Kindern, denen die Unterscheidung eines größeren von einem kleineren Kasten beigebracht worden war.

2. Punktmuster-Transpositionen

In Tabelle 7 und 8 sind die Ergebnisse der Punktmuster-Transpositionen zusammengestellt. C28 verfiel bei der Andressur der Aufgabe IIb einer schweren Neurose, so daß weitere Versuche aufgegeben werden mußten (vgl. S. 214). C12 zeigte diese Erscheinung im Laufe der ersten beiden Punkttranspositionen, weshalb auch hier die Versuche abgebrochen wurden (vgl. S. 196). Mit C23 konnten die ersten 4 Transpositionen recht zügig durchgeführt werden. Nach einer darauffolgenden vierzehntägigen Pause hatten sich jedoch anfängliche Mängel wieder eingestellt (Rechtstendenz, sehr langsame Reaktionen, falsche Saug-

Tabelle 8. *Neun Punktmuster-Transpositionen der Aufgabe IIb (2 Pw/4 Ps)*
Erläuterungen: vgl. Legende von Tabelle 6.

+ —	C33	C 38 K	C 47 K
IIb 2 Pw/4 Ps			
1 2 Ps/4 Pw	4 63,3 –		1 87,5 +
2 3 Pw/3 Ps	1 90 +	1 90 +	2 95 +
3 2 Ps/4 Ps	2 55 –	2 90 +	4 90 +
4 2 Pw/5 P	5 43,3 –		5 100 +
5 2 Ps/5 P			6 85 +
6 2 Ps/3 Ps			7 77,5 +
7 2 Pw/2 Ps			8 100 +
8 2 Ps/4 P			
9 2 Pw/4 Pw	3 60 –		3 95 +

technik; vgl. Charakteristik S. 216), so daß auch hier eine Fortsetzung der Untersuchungen aussichtslos war. Bei C33 wirkte sich die starke cerebrale Schädigung bei den Punktmuster-Transpositionen noch deutlicher aus als bei den Rastermodifikationen. Während das Vt bei den letzteren von 12 Tests noch 6 richtig absolvierte, schaffte es bei den Punktmustern von 5 Transpositionstests nur noch einen (= 3 Pw/3 Ps mit 90%; Tabelle 8, Nr. 2).

Der Fisch C24 wurde in 6 Punktmuster-Transpositionen getestet, von denen er nur 2 meisterte. C25 wählte bei 4 von 8 gebotenen Signalpaaren signifikant das richtige Zeichen und C30 bei 6 von insgesamt 8 gebotenen Mustern, womit er unter den Operierten an der Spitze liegt (vgl. Tabelle 7). Die 3 Kontrollfische, die unoperiert in Punkttranspositionen getestet wurden (C45K, C38K, C47K), verfolgten die Muster mit richtigen Wahlen durch alle ihnen gebotenen Abwandlungen des Grundmusters. Nur in einem Fall, bei der Transposition Nr. 1 (4 Pw/2 Ps), versagte 1 Fisch (C45K) mit nur 35% Treffern (Tabelle 7, Nr. 1).

Das Versagen sämtlicher Vt, Operierter und Unoperierter (mit Ausnahme von C47K), im Test Nr. 1, bei dem die Punktreihen des Grundmusters um 90° gedreht waren, deutet darauf hin, daß sich die Fische offenbar primär an der *Lage* der Dressurfiguren orientiert hatten. Daher beherrschten sie auch mit nur 2 Ausnahmen (C23 und C24) eindeutig die Transposition Nr. 2 (3 Ps/3 Pw, Tabelle 7 und 8), bei der die Muster zwar quantitativ abgeändert, aber die Lagebeziehungen erhalten waren (vgl. auch Transpositionstest Nr. 7, 2 Ps/2 Pw, bei den nichtoperierten Kontrollfischen C45K und C47K, Tabelle 7 und 8).

Standen jedoch beide Figuren senkrecht, wurde also 4 Ps/2 Pw nach 4 Ps/2 Ps transponiert (Tabelle 7 und 8, Nr. 3; vgl. auch Nr. 6), so waren nur noch die quantitativen Kriterien vorhanden, während die Lageverhältnisse der Punktreihen sich nicht unterschieden. Auch dann wählten alle zu mindestens 75% richtig, mit Ausnahme von C33 (für den in diesem Fall das positive Zeichen gedreht war). Die Fische hatten hiermit bewiesen, daß sie sich auch an den *quantitativen* Beziehungen orientieren konnten. Zu entsprechenden Ergebnissen bei Untersuchungen über die Orientierung der Fische in Alternativdressur mit zwei Variablen (z. B. Form und Farbe, Form und Helligkeit, Form und Raumlage) kamen A. Schaller (1926) und K. Herter (1929, 1953): Die Vt richten sich jeweils nach dem stärker hervortretenden Merkmal der beiden Grundkomponenten. — Zur Frage des Zählvermögens der Fische hat A. Rossmann (1959) umfangreiche Untersuchungen durchgeführt. Das für uns wichtigste Ergebnis daraus ist, daß das spontane Vermögen der Fische, „Anzahlen zu sehen" (O. Koehler), durch Dressur gesteigert werden kann, so daß auch noch 2:3 unterschieden

wird, sofern die Abstände zwischen den Signalelementen gleich bleiben. Die vorliegenden Punktmuster-Transpositionen bestätigen diesen Befund.

Insgesamt lehren die Punktmuster-Transpositionen, daß die nichtoperierten Kontrollfische den Operierten eindeutig überlegen waren. Von den 3 Kontrolltieren versagte in insgesamt 16 Transpositionstests nur 1 Fisch bei einem Test (C45K in Test Nr. 1, Tabelle 7). Die Operierten hingegen, mit denen zusammen 33 Transpositionen durchgeführt wurden, meisterten nur 16 Tests. Man vergleiche hierzu Tabelle 9.

3. Zusammenfassende Übersicht über die Transpositionsversuche

Tabelle 9 zeigt, daß die (nichtoperierten) Kontrollfische in den Punktmuster-Transpositionen mit 94% insgesamt bestandenen Tests den Operierten mit nur 49% weit überlegen waren, daß aber bei den Rastermodifikationen umgekehrt die Operierten mit 72% bestandenen Aufgaben über den Kontrollen mit 60% Treffern lagen (abgerundete Prozentwerte).

Tabelle 9. *Übersicht über die bestandenen und die nicht bestandenen Transpositionstests*

[=Zusammenfassung der Tabellen 5, 6, 7 und 8. — Dabei wurden Test-Wiederholungen mit gleichem Ergebnis (Vorzeichen) wie vorher (vgl. z. B. Tabelle 6, Test Nr. 9 bei C44K bis C48K) nicht mitgezählt.] Prozentwerte abgerundet. Anordnung der Vt nach ihrer Leistung.

	Raster-Transpositionen			Punktmuster-Transpositionen			Bestandene Transpositions-Aufgaben insgesamt	
	Anzahl der nicht bestandenen Transpositions-Aufgaben	Bestandene Transpositions-Aufgaben		Anzahl der nicht bestandenen Transpositions-Aufgaben	Bestandene Transpositions-Aufgaben			
		Anzahl	in %		Anzahl	in %	Anzahl	in %
Operierte								
C28	2	7	78				7	78
C12	2	7	78	1	1	50	8	73
C30	3	6	67	2	6	75	12	71
C25		5	100	4	4	50	9	69
C24	1	7	88	4	2	33	9	64
C23	1	1	50	2	2	50	3	50
C33	6	6	50	4	1	20	7	41
Summe	15	39	= 72	17	16	= 49		
Kontrollen								
C47K					8	100	8	100
C45K				1	5	83	5	83
C42K	2	8	80				8	80
C44K	3	6	67				6	67
C46K	3	6	67				6	67
C48K	3	6	67				6	67
C37K	3	3	50				3	50
C38K	4		0		2	100	2	33
C41K	2	1	33				1	33
Summe	20	30	= 60	1	15	= 94		

Stellt man für die hirnoperierten Fische — ähnlich wie bei den Dressuren (vgl. S. 189) — eine Leistungsreihe auf, bei der dasjenige Vt an der Spitze steht, das von allen ihm gebotenen *Transpositionsaufgaben* prozentual die meisten richtig gelöst hat, so ergibt sich folgende Stufung: 1. C28 (78%), 2. C12 (73%), 3. C30 (71%), 4. C25 (69%), 5. C24 (64%), 6. C23 (50%), 7. C33 (41%) (vgl. Tabelle 9).

Diese Anordnung stimmt nahezu mit der oben (S. 190) diskutierten und korrigierten mittleren *Lern*geschwindigkeitsreihe überein (C12, C30, C28, C25, C23, C24, C33). Die in diesen beiden Leistungsreihen zum Ausdruck kommende unterschiedliche zentralnervöse Leistungsfähigkeit der hirnoperierten Fische läuft, wie bereits erwähnt (S. 190), dem Ausmaß der Hirnläsion parallel: Die Fische mit den schlechtesten Ergebnissen in den Dressuren *und* Transpositionstests (C23, C24, C33) weisen stärkere Mittelhirnverletzungen auf als die leistungsmäßig besseren (C12, C30, C28) (vgl. S. 223ff.).

Ordnet man in entsprechender Weise die nichtoperierten Kontrollfische nach den Ergebnissen der Transpositionstests in eine fallende Reihe, so ergibt sich: 1. C47K (100%), 2. C45K (83%), 3. C42K (80%), 4. C44K, C46K und C48K (je 67%), 5. C37K (50%), 6. C38K und C41K (je 33%) (vgl. Tabelle 9). Die Übereinstimmungen zwischen beiden Leistungsreihen, der Lerngeschwindigkeitsreihe (S. 194) und der vorstehenden Transpositionsreihe, sind hier nicht so deutlich wie bei den Operierten. Nur die Sukzession von C46K und C48K blieb erhalten. Der leicht neurotische Fisch C41K behielt seinen Platz am Ende der Reihe. Die relativ schnell lernenden Fische C44K und C37K (Lernerfolg nach 84 bzw. 90 Versuchen) lösten nur 67 bzw. 50% der gebotenen Transpositionsaufgaben erfolgreich.

Man wird die in Tabelle 9 angegebenen Zahlenwerte nicht überbewerten dürfen, doch geben sie zweifellos einen Näherungswert für die unterschiedliche zentralnervöse Leistungsfähigkeit der Vt in den verschiedenen Versuchsreihen. Die Überlegenheit der Operierten über die Kontrolltiere bei den *Raster*-Transpositionen kann verschiedene Ursachen haben. Wie oben bereits angedeutet, wäre es denkbar, daß der erfolgreiche Verlauf einer Verschiebungstransposition auf der ungenauen Erinnerung des Vt an das ursprüngliche Grundmuster beruhte. Die ohne den suggestiven Einfluß der Nachdressur durchgeführten Wiederholungen solcher Verschiebungstests und die dabei häufiger auftretenden Leistungsverbesserungen wären eine weitere Stütze für diese Vermutung. (Vgl. auch die oben zitierten Befunde von W. KÖHLER, I. MENKHAUS und J. A. BIERENS DE HAAN.) Die Überlegenheit der Operierten in der Raster-Transposition kann ihren Grund aber auch einfach darin haben, daß die Tests mit Raster-Modifikationen für die angestrebte Differenzierung der cerebralen Leistungen nicht die adäquate Methode gewesen sind. Erst das schwierigere Punktmuster würde dann den geeigneten Prüfstein darstellen. Hier waren nun die Kontrolltiere eindeutig besser, und

die Leistung der Operierten lief etwa der Schwere der Hirnschädigung parallel.

Es ist in diesem Zusammenhang zu betonen, daß auch bei den operativ schwerer geschädigten Fischen, wie C24 und C33, trotz des Ausfalls größerer Teile des Tectum opticum noch einige Transpositionen möglich waren. Erst bei den Tieren, die ohnehin nur mit wesentlichen Hilfen zum Dressurerfolg hatten gebracht werden können, da sie entweder durch Zerstörung subtectaler Gebiete zu stark verhaltensgestört oder infolge zu weitreichender Abtragung der Lobi optici nahezu erblindet waren (C11, C27, C5, C4), läßt sich über die Transpositionsfähigkeit des verbliebenen Tectum opticum keine verläßliche Aussage mehr machen, weil alle Transpositionstests durch das hier ständig notwendige Eingreifen des Vl in unkontrollierbarer Weise beeinflußt wurden.

E. Histologische und anatomische Befunde

1. Wundheilung und Regeneration

Da sich in der Literatur nur spärliche Angaben über Regenerationsvorgänge im ZNS adulter Fische finden (vgl. T. Koppanyi 1955), mußte ich zunächst Vorversuche über das Regenerationsvermögen von Mittelhirnpartien bei *Carassius* anstellen. Ich exstirpierte deshalb bei 8 Fischen (C1R—C8R) an einem Tage Teile des Tectum opticum und tötete dann einzelne Tiere in Abständen von etwa einer Woche, um die Regenerate an 15 μ starken, transversalen Paraffinschnitten zu untersuchen, die mit Gallocyanin bzw. Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Zusätzlich wurden auch einige der nach mißlungenen Operationen gestorbenen oder getöteten Fische (S. 183) unter dem Gesichtspunkt der Gehirnregeneration ausgewertet.

Bei der histologischen Untersuchung ergab sich, daß die cerebralen Wundheilungs- und Regenerationsvorgänge etwa 4 Wochen nach dem Eingriff zum Abschluß gekommen sind, d. h. dann ein Stadium erreicht haben, das im ganzen etwa den bedeutend später nach der Operation fixierten Stadien entspricht. Eine genauere Identifizierung der einzelnen Faserzüge war allerdings mit den hier angewandten Färbungen und wegen des oft wirren Faserverlaufs nicht durchführbar, und deshalb konnte auch nicht entschieden werden, ob in älteren Regeneraten noch zusätzliche Faserzüge ausgebildet waren. Ebensowenig ließ sich erkennen, ob bei den Regenerationsvorgängen die Neuronen vermehrt wurden.

Das stärkste Zerstörungsbild boten naturgemäß die in der ersten Woche nach der Operation gestorbenen bzw. getöteten Fische. Das Mittelhirn klaffte becherförmig auf und zeigte zerrissene Wundränder

mit Anhäufungen sehr kleinzelligen, gliösen und meningealen Gewebes. Das Vt C7R, das 7 Tage nach der Exstirpation getötet wurde, ließ an den Tectum-opticum-Wundrändern eine lockere, horizontale Schichtung dieses Gewebes erkennen, vielleicht die Anfangsstadien neuer [peri]-meningealer Substanz. Die ebenfalls stark zerstörte Valvula cerebelli trug keine derartige Gewebekappe; die Lamina molecularis valvulae wurde nach oben (dorsad) immer dünner und endete mit zerrissenem, unbegrenztem Rand. Bei dem Fisch C4R, der 10 Tage nach der Operation fixiert wurde und dessen linkes Mittelhirndach zu $^3/_4$ abgetragen war, begrenzte die Tectum-opticum-Reste bereits wieder marginale Glia, umgeben von meningealem Gewebe, dem sich nach median, in Richtung auf die ehemalige Dorsalfurche der Corpora bigemina, ein ungeordneter Gewebepropf auflagerte (vgl. H. KUHLENBECK 1927, S. 50). Auch hier war das Tectum opticum schon abgerundet und von abschließenden Häuten umgeben, während die Valvulareste noch ungeformt und zerrissen aussahen. (Organisatorwirkung zwischen Tectum opticum und Meninx oder durch die Freipräparation des Gehirns erzeugte Artefakte?) Bei dem 3 Wochen nach der Operation getöteten Fisch C3R überlagerte, zumindest im rostralen Teil des Operationsfeldes (bis kurz hinter die Commissura posterior), ein geschichtetes, meningeales Gewebe die hier nicht so stark reduzierten Mittelhirndachreste und zog diese medial zusammen, während im caudaleren Teil (Region des Oculomotorius-Austritts) die Dachreste noch stark klafften. Auffällig war hier die oft streifige Anordnung von Gliakernen nach der Art Schwannscher Zellketten (Büngnerscher Bänder), wie sie von der Regeneration peripherer Nerven be-

Abb. 9

Abb. 10

Abb. 9. Gehirn von C5 520 Tage nach der Mittelhirnoperation. Vergr. 5fach

Abb. 10. Gehirn von C38K 65 Tage nach der Operation. Vergr. 5fach.

schrieben worden sind (H. Kuhlenbeck 1927, S. 49; A. Benninghoff 1954, S. 25). Bei den 4 Wochen und später nach der Operation fixierten Stadien waren die Wundränder völlig abgerundet. Die Mittelhirndachreste hatten sich dort, wo es z. B. durch Verkleinerung des Ventrikels mechanisch wöglich war, einander genähert oder aneinandergelegt und oft (wie Matrize und Patrize) ineinandergepaßt oder, wo dies wegen Materialmangel nicht möglich war, wenigstens mit einer dicken meningealen Gewebeschicht umgeben. Manchmal übernahm die Valvula bzw. deren Rest zusammen mit diesen Gewebeschichten den Brückenbau zwischen den Tectum-opticum-Rändern.

Cerebrale Regenerationsprozesse bei *Carassius* haben demnach 4 Wochen nach der Operation unter wesentlicher Beteiligung von marginaler und zentraler Glia, von Hirnhäuten und mesodermalem Gewebe (vgl. Kuhlenbeck 1927, S. 50) das Stadium der äußeren Abrundung und des Wundverschlusses erreicht. Bei sämtlichen operierten Vt mit Ausnahme der 4 Fische, die bereits 3 Tage (C47K, C48K) bzw. 16 und 19 Tage (C37K, C38K) nach der Operation dressiert wurden, fanden die Dressur- und Transpositionsversuche weit nach Beendigung dieser anfänglichen Regenerationsvorgänge statt.

In seiner äußeren Form wird das Mittelhirn nur nach Operationen kleineren Ausmaßes (wie etwa bei C12, C30, C28, C25) so weit wiederhergestellt, daß es bei Betrachtung mit dem unbewaffneten Auge dem Normalzustand gleicht. In allen schwereren Verletzungsfällen ist schon bei einer solchen äußerlichen Untersuchung die mangelhafte Regeneration deutlich (Abb. 9 und 10). Vielfach sieht man muldenförmige Aushöhlungen des Mittelhirndaches, oder man erkennt die freiliegende Valvula, die die Lücke zwischen den weitgehend abgetragenen Tectum-Rändern ausfüllt. Bei unsymmetrischer Exstirpation sind die Lobi optici links und rechts verschieden groß.

2. Das Ausmaß der Mittelhirnläsion und die postoperativen Verhaltensänderungen (Korrelation von Läsion und Leistung)

In der folgenden Darstellung der Operationsauswirkungen bei den 11 operierten Vt C4—C33 (vgl. Tabelle 3) und den 6 postoperativ dressierten Kontrollfischen (C35K, C37K, C38K, C41K, C47K, C48K) werden jeweils nacheinander die histologischen Veränderungen im Gehirn, wesentliche Züge des Allgemeinverhaltens und die Lern- und Transpositionsleistungen beschrieben (letztere hier nur kurz durch die Darstellung der Rangordnung der Vt in der Leistungsskala, siehe S. 190 und 208; die ausführliche Darstellung der Lern- und Transpositionsleistungen siehe in den Kapiteln C und D und den Tabellen 4—8). Die 7 Fische C12, C30, C28, C25, C23, C24 und C33 erscheinen dabei in der

Reihenfolge ihrer Lerngeschwindigkeit (vgl. S. 190), die übrigen 10 Vt nach ihrer allgemeinen Dressureignung („Dressurwilligkeit", vgl. dazu die folgenden Charakteristika).

Das Ausmaß der Läsion des Tectum opticum (T. opt.), das aus den Transversalschnitten rekonstruiert wurde, ist in den Übersichtszeichnungen schematisch schwarz dargestellt. Da hiermit jedoch noch nichts über die Tiefenausdehnung der Verletzung und über die histologischen Veränderungen im T. opt., in der Valvula und im Subtectum [V. HALLER v. HALLERSTEIN (1934) nach PALMGREN] ausgesagt ist, sind die Hirnschemata durch den folgenden Text und an den durch einen Querstrich bezeichneten Stellen bei den meisten Vt auch durch Mikrophotographien näher erläutert (Vergrößerung bei sämtlichen Übersichtsaufnahmen 25fach). Zur schnelleren Orientierung teile ich das Mittelhirn hier in sagittaler Richtung topographisch in 3 Abschnitte ein: einen Vorderabschnitt (vom Gebiet der Commissura posterior bis zur Verschmelzungsstelle der Lamina molecularis der linken und der rechten Valvula-Zunge in der Medianen), einen Mittelabschnitt (von der Valvula-Verschmelzung bis zur Commissura ansulata) und einen Hinterabschnitt (von der Commissura ansulata bis zum Corpus cerebelli). — Die auf den Photographien der Transversalschnitte hier und da erscheinenden Zerstörungen des Lobus inferior sind nicht durch die Operation, sondern durch die postmortale Freipräparation des fixierten Gehirns entstanden.

Abb. 11. C12

Abb. 12. C30

Abb. 11 u. 12. Hirnschemata von C12 und C30: Aufsicht auf Telencephalon, Mesencephalon und Cerebellum. Exstirpierte Gebiete schwarz. (Durch die Operation geschädigte Hirnteile sind im folgenden schraffiert dargestellt.)

C12. Leichte Zerstörung (Abb. 11); Faserverlauf normal. Im Vorderabschnitt, beginnend im rostralen Bereich der Commissura posterior, ist der linke Lobus opticus um $^1/_4$ kleiner als der rechte. Der rostrale Teil der linken Valvula-Zunge ist teilweise entfernt. Im mittleren und hinteren Abschnitt liegt die Verletzung rechts. Die Valvula verschließt die Wunde im rechten T. opt.

Anfangs sehr zügige und konzentrierte Reaktionen; später, bei der Neudressur des Punktmusters, langsamer, leicht erregbar und schließlich dressurneurotisch (vgl. S. 196). Färbung normal.

Mit 50 Einzelversuchen in der ersten und 90 Versuchen in der zweiten ihm gebotenen Dressuraufgabe, im Mittel also 70 Versuchen, die bis zum Erreichen des Lernkriteriumserforderlich waren, steht dieser Fisch in der Lerngeschwindigkeitsreihe an 1. Stelle (vgl. S. 189). Er löste 73% aller ihm gebotenen Transpositionsaufgaben und steht somit hinsichtlich der Transpositionsleistungen auf dem 2. Platz (vgl.S. 208).

C30. Leichte Zerstörung; besonders im caudalen Mittelhirnbereich, jedoch ohne Beschädigung subtectaler Gebiete. Faserverlauf im restlichen Tectum und Subtectum normal. Rechter Ventrikel kleiner als der linke, da das distale Ende des rechten Mittelhirndaches unter das linke geschoben ist (vgl. C28, Abb. 13). Es hat dabei Tori longitudinales verdrängt, die ihm nun kappenförmig aufsitzen. Linkes Epistriatum caudal abgetragen. Im Hinterabschnitt ist beiderseits etwa $^1/_4$ des T. opt. exstirpiert (Abb. 12).

Schnelles und konzentriertes Reagieren und Lernen. Anfangs noch leicht erregbar, z. B. durch das Drahtnetz, den Vl, Geräusche, später gut eingewöhnt. Färbung normal.

Durch 125 notwendige Einzelversuche bis zum Lernerfolg in der ersten gebotenen Aufgabe (vgl. Tabelle 3 und 4) und 40 Einzelversuche in der zweiten, also im Mittel 82 Versuche, gelangt das Vt auf den 2. Platz der Lerngeschwindigkeitsreihe (vgl. S. 189). Von den ihm gebotenen Transpositionsaufgaben (vgl. Tabelle 6 und 7) löste dieser Fisch 71% richtig (Tabelle 9). Verglichen mit den anderen Vt steht er damit an 3. Stelle in dieser Leistungsreihe (vgl. S. 208).

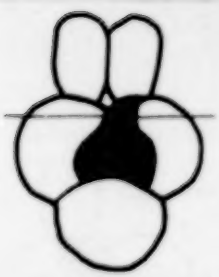


Abb. 13. Hirnschema und Übersichtsaufnahme eines Hirnquerschnittes von C 28. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 25fach, wie bei allen folgenden Übersichtsaufnahmen. Der Querstrich gibt die Lage des abgebildeten Schnittes an

C 28. Leichte Zerstörung; rechts stärker als links. Im Gebiet der Commissura posterior ist das linke T. opt. unter das rechte geschoben (vgl. C 30, C 25). Dadurch ist es flacher als normal gewölbt, hat zugleich die operative Verkürzung des rechten Lobus opticus (um etwa $^1/_4$) kompensiert und die Operationswunde überbrückt. Der linke Torus longitudinalis sitzt ihm kappenförmig auf. Verwachsungen im rechten Ventrikel. Bruchstelle im rechten Tectum (Abb. 13). Weiter caudal ist der distale Teil des T. opt. (zwischen Bruchstelle und Dorsalfurche) degeneriert, so daß das rechte Tectum hier um $^1/_3$ kleiner ist als normal. Der Faserverlauf ist hier leicht gestört: In Höhe des Tractus bulbo-tectalis biegt an der erwähnten Bruchstelle die Opticusfaserschicht des rechten Lobus oberflächlich in die Lamina molecularis valvulae ein.

Bei Aufgabe Ia und ihren Transpositionen sehr zügiges Arbeiten mit kräftigem Saugen und schnellem Lernerfolg. In Konfliktsituationen, bei schwierigen Transpositionen, langsamere Reaktionen mit deutlichen Entscheidungsbewegungen des

Kopfes. Als nach einer dreitägigen Pause die Andressur der zweiten Aufgabe (II b), die das Vt vor der Unterbrechung bereits gut beherrschte, fortgesetzt wird, reagiert der Fisch dressurneurotisch, wird zunehmend langsamer und scheuer und ist schließlich zu keiner Wahl mehr zu bewegen. Färbung etwas dunkler als normal.

In der ersten ihm gebotenen Aufgabe erreichte er nach 158 Einzelversuchen, in der zweiten nach 409 den Lernerfolg. Durch den Mittelwert aus diesen Versuchszahlen (= 283,5) würde er auf den 6. Platz der Lerngeschwindigkeitsreihe (S. 189) verwiesen. Jedoch zeigen seine guten Transpositionsergebnisse

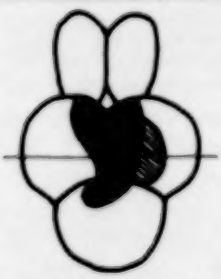


Abb. 14. Hirnschema und -querschnitt von C 25 (Eisenhämatoxylin)

— er meisterte 78% aller ihm gebotenen Aufgaben und steht damit an 1. Stelle in der Reihe der in Transpositionstests geprüften Vt (vgl. S. 208) — und sein schnelles Erlernen der Rasteraufgabe, seine sichere Aufgabenbeherrschung auch in schwierigen Test-Situationen und sein zügiges Arbeiten, daß diese Einstufung seine wirkliche Leistung nicht kennzeichnet. Seine zu schlechte Beurteilung ist allein durch die lange Lernzeit beim Training der zweiten Aufgabe bedingt. Diese beruht wiederum auf der erwähnten Dressurneurose. Es ist daher berechtigt, das Resultat der Dressur der zweiten Aufgabe nicht zu berücksichtigen und dem Vt den 3. Platz in der Lerngeschwindigkeitsreihe zuzuweisen (vgl. S. 190).

C 25. Mittelschwere Zerstörung des T. opt.; linke Valvula-Zunge stark zerstört. Im Vorderabschnitt ist das linke Tectum um $^1/_4$ kleiner als das rechte. Ähnlich wie bei C 28 und C 30 wird die Lücke durch das flach sich darüberlegende kontralaterale Dach geschlossen (vgl. C 28, Abb. 13). Vom Mittelabschnitt an liegt

die Verletzung auf der rechten Seite; das Dach ist um $^1/_8$ abgetragen und zu $^1/_4$—$^1/_3$ degeneriert. Die rechte Hälfte der Valvula schließt die Wunde (Abb. 14). Der rostrale Teil der linken Valvula-Zunge fehlt. Die Verletzung der Valvula ist bis in den Vorderabschnitt des Corpus cerebelli deutlich; die Lamina granularis fehlt linksseitig ganz.

Am Anfang der Versuche scheu und langsam. (Hierbei mögen zum guten Teil äußere Umstände beteiligt gewesen sein, da dies einer der ersten mit Erfolg dressierten Fische war und die Dressurmethode noch nicht voll ausgebaut gewesen sein

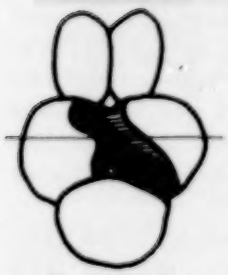


Abb. 15. Hirnschema und -querschnitt von C23 (Eisenhämatoxylin)

mochte.) Später schneller. Ohne oder mit wechselnder Seitentendenz. Färbung dunkler als normal.

C25 würde mit durchschnittlich 358 Dressurversuchen, nämlich 546 in der ersten und 170 in der zweiten Aufgabe, in der *un*korrigierten Leistungsskala (S. 189) den letzten Platz erhalten. Da sich jedoch die lange Lernzeit in der ersten Aufgabe auch auf anfängliche Mängel der Dressurmethode zurückführen läßt, ist es berechtigt, diesem Vt die Stellung vor C23, C24 und C33 einzuräumen. In der Transpositionsreihe (S. 208) steht es mit 69% ebenfalls auf dem 4. Platz.

C23. Mittelschwere Zerstörung des T. opt.; besonders links vorne und rechts hinten. Rechte Hälfte der Valvula fehlt völlig (Abb. 15). Infolgedessen sind auch die subtectalen Fasern, die normalerweise caudal vom Übergangsganglion in die

Valvula einstrahlen, degeneriert. Im Vorderabschnitt ist das linke T. opt. infolge der Verkürzung um etwa $^1/_3$ viel flacher gewölbt als das rechte; der Ventrikel ist daher kleiner. Caudal vom Oculomotorius-Austritt ist das rechte Tectum zu $^1/_3$ abgetragen.

Stets sehr langsam (bis zu 30 min/10 Versuche). Stets rechtsstet; daher wird in den letzten 8 Tagen der Dressurreihe A_X ($4W_X/8W_X$) (s. unten) das positive Zeichen ohne Seitenwechsel nur links geboten. Im Verlauf der ersten Dressuraufgabe (= A; vgl. Tabelle 3) (Aufgabe 1a) dressurneurotisch: saugt nicht, sondern sucht das Futter beißend oder schnappend zu erhalten, so daß häufig erst mehrfach wiederholtes Schnappen zum Erfolg führt. Um Gegendressur zu vermeiden, wird daher das positive Zeichen gelegentlich besonders stark beködert, damit das Vt das Futter leichter erhält und sich auch olfaktorisch zusätzlich orientieren kann. — Schlechtes Zielen, oft zwischen die beiden Zeichen hinein. Zur Erhöhung der Zielsicherheit wird die durch Schrägkreuz modifizierte Aufgabe 1a (= A_X, vgl. Tabelle 5, Nr. 7) andressiert: 20 Tage mit insgesamt 198 Einzelversuchen bis zum Abbruch der Dressur; letzteres deshalb, weil keine dauernde Lernsicherheit erreichbar war. Bei der Dressur des Punktmusters ist die Zielsicherheit größer, die Rechtstendenz bleibt aber erhalten. Färbung etwas dunkler als normal.

Abb. 16. Hirnschema von C24

Dieser Fisch, der durch 220 und 126, im Mittel also 173 bis zum Lernkriterium erforderliche Dressurversuche auf den 3. Platz der *un*korrigierten Leistungsskala (S. 189) käme, konnte anfangs nur mit weitgehenden Hilfen dressiert werden. Ihm wurden daher (S. 190) die nach dem subjektiven Eindruck leistungsbesseren Vt C28 und C25 vorangestellt, so daß er auf den 5. Platz verwiesen wurde. In der Transpositions-Leistungsreihe (S. 208) nimmt er (mit 50% richtigen Lösungen) den 6. Platz ein.

C24. Mittelschwere Zerstörung des T. opt.; Valvula lädiert. Im Vorderabschnitt ist das rechte T. opt. um $^1/_3$ kleiner als das linke; im Hinterabschnitt ist es umgekehrt (Abb. 16). Der rechte Ventrikel ist rostral stark verkleinert und von lockerem Granulationsgewebe ausgefüllt, das caudal in die Valvula übergeht. Im Vorderabschnitt weist das rechte T. opt. einen Bruch auf. Die Opticusfaserschicht und die Schicht der großen Spindelzellen (R. KRAUSE 1921, S. 639) sind hier weitgehend degeneriert, und die Fasern der markhaltigen Nervenfaserschicht (KRAUSE) verlaufen wirr: Sie sind teilweise aus ihrer normalen Richtung abgedrängt oder zu untypischen, dicken Strängen zusammengeschoben. Der vordere Teil der linken Valvulahälfte fehlt. Im Hinterabschnitt des Mittelhirns übertrifft aber die linke Hälfte der Valvula die rechte an Größe und schließt hier die linksseitige tectale Lücke. Das rechte Tectum ist caudal-lateral dünner als das linke und zeigt deutliche Degenerationserscheinungen.

Stets außerordentlich langsam. Anfangs starke Linkstendenz; daher zeitweise das positive Zeichen ohne Seitenwechsel nur rechts geboten. Beginnt stets links unten auf der Tafel zu saugen und nähert sich so in mehreren Wiederholungen dem Futterloch. Im Konfliktfall werden die Ecken der Tafel bevorzugt. Färbung normal.

In der ersten Dressuraufgabe waren 197, in der zweiten 240 und in der dritten 150 Versuche nötig, im Durchschnitt 199, um dieses Vt zum Lernerfolg zu bringen. Es steht auf dem zweitletzten Platz der korrigierten Lerngeschwindigkeitsreihe (S. 190) und dem drittletzten der Transpositionsreihe (S. 208); (64,3% der gebotenen Transpositionsaufgaben wurden richtig gelöst).

C33. Stärkere Zerstörung des T. opt., Valvula jedoch unbeschädigt. Faserverlauf im rechten Subtectum gestört: im Bereich des Übergangsganglions (H.

Kuhlenbeck 1927) Einstrahlungen in die rechte Seite der Valvula stärker als in die linke. Rechtes Tectum von vorne bis hinten gleichmäßig etwa zur Hälfte entfernt. Links beginnt die Verletzung erst über der Commissura posterior; von dort aus caudal ist das T. opt. durch einen tangentialen Schnitt, ohne die Valvula zu verletzten, sauber abgetragen, so daß zunächst an der Dorsalfurche noch ein zungenförmiger Rest stehenbleibt (Abb. 17). Im Hinterabschnitt sind bis zu $^3/_4$ des linken und $^2/_3$ des rechten T. opt. entfernt.

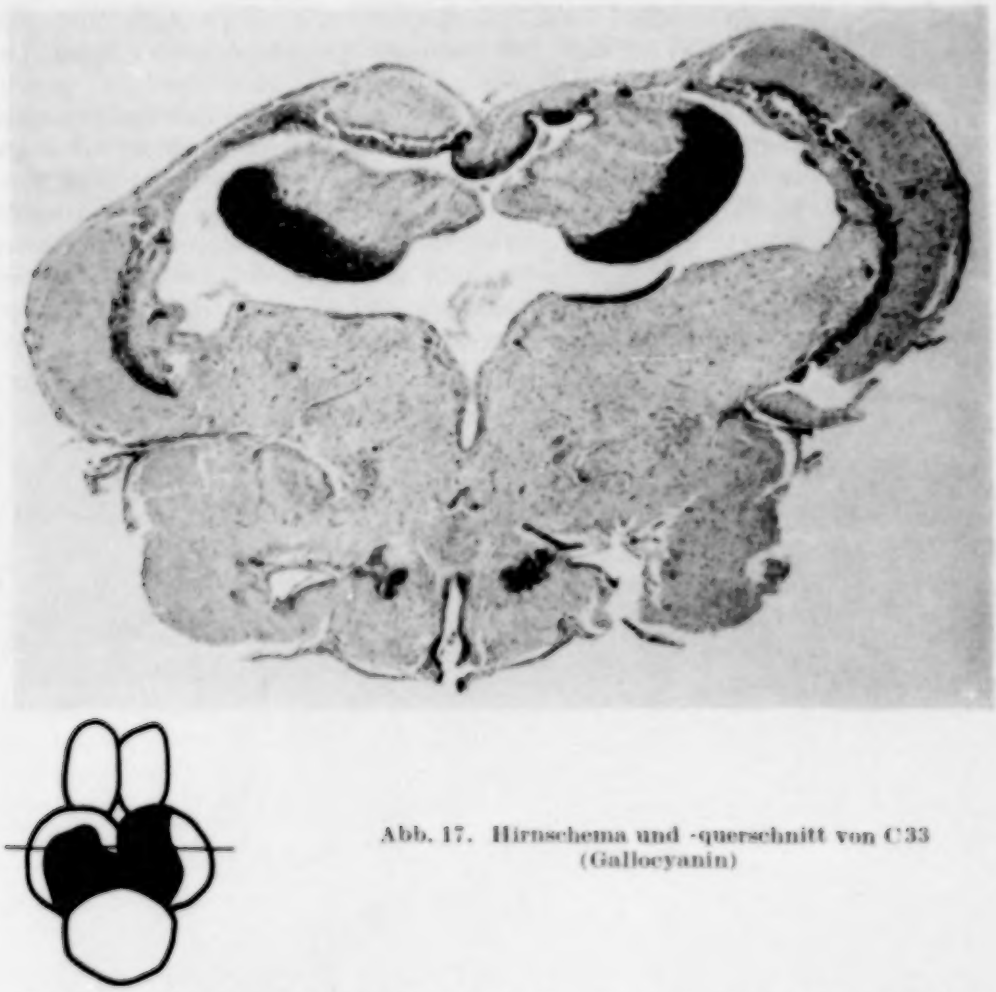


Abb. 17. Hirnschema und -querschnitt von C 33 (Gallocyanin)

Trotz der starken tectalen Läsion ist das Vt in seinem Allgemeinverhalten nicht gestört (Valvula intakt!). Schnelles, oft zu schnelles Reagieren. (Vgl. R. Altevogt 1951: „Es wäre denkbar, daß das „temperamentvollere" Tier das erstbeste ihm ins Gesichtsfeld kommende Wahlobjekt ohne Rücksicht auf seinen Signalwert angeht . . .".) Rechtstendenz, nur gelegentlich frei davon. Ungenau im Treffen des Futterloches. Daher Dressurhilfe: An den 12 Versuchstagen der 1. Dressuraufgabe (= A) (vgl. Tabelle 3) Tubifex aus dem Futterloch heraushängend; später wieder unsichtbar im Klötzchen. Bei der Dressur des Punktmusters saugt das Vt sehr oft zunächst nicht an dem Punkt, der das Futterloch darstellt, sondern am benachbarten. Färbung normal.

Der Fisch steht auf dem 7. Platz, dem letzten der korrigierten Lerngeschwindigkeitsreihe (vgl. S. 190), da er trotz vieler Dressurhilfen in der ersten ihm gebotenen Aufgabe (vgl. Tabelle 3 und 4) 125 und in der zweiten 352 Einzelversuche, im

Durchschnitt also 238,5 Versuche, benötigte, um das Lernkriterium zu erreichen. Er löste nur 41% der ihm gebotenen Transpositionsaufgaben und steht so auch in dieser Leistungsskala an letzter Stelle (S. 208).

C11. Sehr starke Zerstörung des T. opt. (Abb. 18). Die rechte Valvulahälfte fehlt; der rechte Torus semicircularis ist mit den Valvularesten verstrichen. Links normal. Im caudalen Bereich des Vorderabschnitts klafft eine Lücke im rechten Tectum. Durch diese dringen Fasern vor allem aus der Opticusfaserschicht ventrikelwärts vor, durchziehen — sich kreuzend — den mit lockerem Granulationsgewebe erfüllten Ventrikel und verteilen sich im distalen (medianen) Rest des Mittelhirndaches (Abb. 19).

Abb. 18. Hirnschema von C11

Anfangs ruhig, später leicht erregbar, so daß das trennende Netz nicht verwendet werden kann. Etwas langsam, schwimmt stets an der rechten Beckenwand, zeitweise extrem rechtsstet. Trifft selten das Futterloch sofort; schnappt meist zunächst 0,5—1 cm rechts daran vorbei: links stark sehgestört oder blind. Köder muß wegen schlechten Zielens an den ersten 10 Dressurtagen aus dem Futterloch ganz heraushängen; später im Klötzchen. Dressurtests sicher bestanden. Färbung dunkler als normal.

Abb. 19. Querschnitt durch das rechte Tectum opticum von C11 im caudalen Bereich des vorderen Mittelhirn-Drittels: Unnormales Faserwachstum im operativ geschädigten und teilweise regenerierten Mittelhirndach (Eisenhämatoxylin. Vergr. 84fach)

Das Vt erreicht wegen der starken Sehstörung und Rechtsstetigkeit das Lernkriterium trotz aller gebotenen Hilfen erst nach 400 Dressurversuchen. Transpositionstests wurden nicht durchgeführt, da der Vl zu oft hätte eingreifen müssen; die Resultate wären dadurch verfälscht worden.

C 27. Mittelschwere Zerstörung im T. opt., besonders links (Abb. 20). Im Vorderabschnitt ist die Operationswunde durch den lückenlosen Zusammenschluß der medianen Wundränder und die flachere Wölbung des T. opt. geschlossen. Der Ventrikel ist dadurch erheblich verengt. Die Tori longitudinales liegen als undifferenziertes, einheitliches Gebilde unter der medianen Verwachsungsnaht der Lobi optici. Im Mittel- und Hinterabschnitt wird die Läsion durch die offen zutage liegende Valvula überbrückt, der undifferenziertes und kernarmes Gewebe aufgelagert ist. Tori semicirculares links verstrichen. Fasern des linken Subtectum (z. B. Tractus tecto-bulbaris) teilweise degeneriert.

Langsam und leicht reizbar, zeitweise Linkstendenz. Für Fortsetzung der Dressur ungeeignet, da das Vt in vielen Wahlgängen die Angewohnheit zeigt, sich der eingehängten Tafel sehr langsam zu nähern und darunter, meist in der linken hinteren Aquarienecke, stehenzubleiben, um dann erst Futter zu nehmen, so daß keine echten Wahlen erfolgen. Wegen Zielunsicherheit anfangs Tubifex im Futterloch sichtbar. Färbung etwas dunkler als normal.

Abb. 20. Hirnschema von C 27

Abb. 21. Hirnschema von C 5

Dressurerfolg nach 110 Einzelversuchen. Transpositionstests waren nicht durchführbar.

C 5. Mittelschwere Zerstörung des T. opt.; besonders caudal. Linke Valvulahälfte fehlt völlig (vgl. C 23, Abb. 15); Läsion bis in das Corpus cerebelli nachweisbar. Das rechte Tectum ist etwa zur Hälfte abgetragen, das linke um etwa $^1/_3$ (Abb. 9 und 21). Die Tori longitudinales haben den Eingriff teilweise überstanden und sind mit der — allein vorhandenen — rechten Valvulahälfte verwachsen.

Scheu und leicht erregbar. Lange Gewöhnungs- und Anlernzeit nötig (S. 177). Oft schwimmt das Vt für eine einzige Wahl mehrmals an und weicht wieder zurück, bevor es das Dressurfutter — stets etwas kraftlos und flüchtig — nimmt. Der Köder muß daher an den ersten 12 Dressurtagen (wie z. B. auch bei C 4) im Futterloch sichtbar sein. Lockversuche mit lebenden Tubifex bleiben meist erfolglos. Färbung normal.

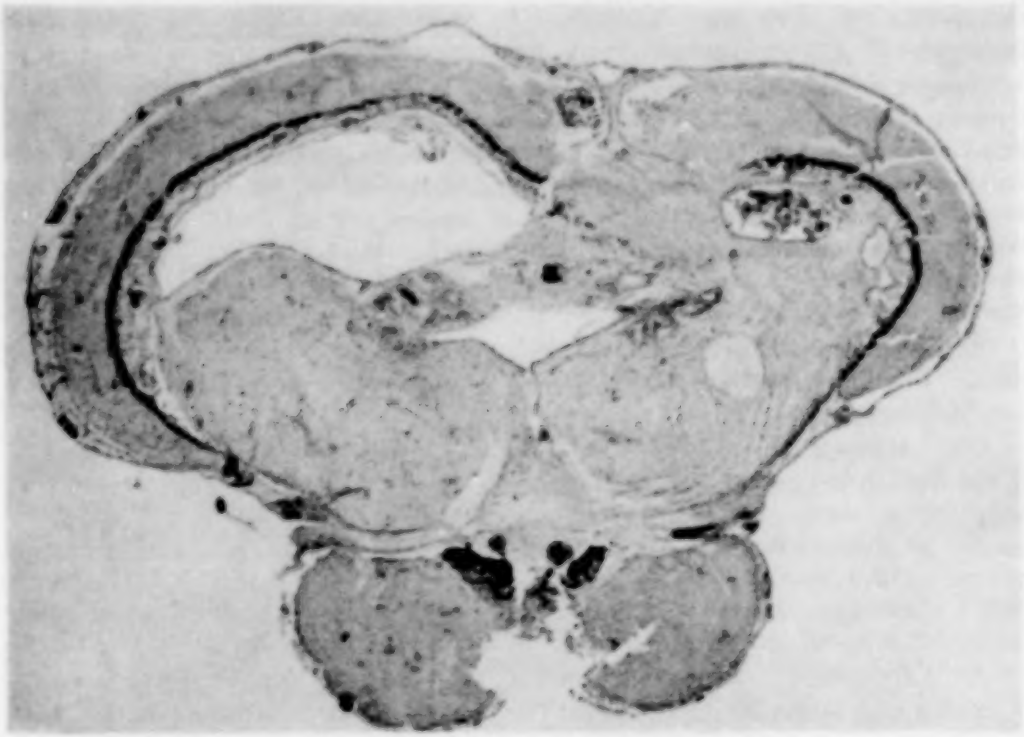
Das Lernkriterium wurde nach 128 Einzelversuchen erreicht (Dressurhilfen!). Für Transpositionstests war das Vt ungeeignet.

C 4. Stärkere Zerstörung des T. opt.; durch die Verwachsung zwischen T. opt. und Subtectum besonders ungeordnet. Valvula fehlt völlig. Rostral sind rechts etwa $^1/_3$ und links $^1/_4$ des T. opt. zerstört. Das distale Ende des rechten Daches ist kolbig verdickt. Auf ihm liegt ein undifferenzierter Rest des Torus longitudinalis. Caudal geht die kolbige Verdickung in undifferenziertes Granulationsgewebe über, das schließlich im Bereich des Oculomotorius-Austritts mit dem rechten Torus semicircularis verschmilzt (Abb. 22). Möglicherweise handelt es sich hier um degenerierte Valvulareste.

Stets sehr langsames Reagieren (bis zu 32 min/10 Versuche) und kraftloses Saugen am Futterloch. Da das Vt die Saugtechnik nicht beherrscht, muß das Futter stets aus dem Klötzchen etwas nach vorne oben in das Futterloch geschoben werden; optische Dressurhilfen sind damit nicht ausgeschlossen. Lange Zeit Zufallswahlen, die einfach von der Drehrichtung des Vt abhängig sind. Verweigert schließlich jedes Futter, auch Daphnien, und stirbt. Färbung sehr dunkel, kurz vor dem Tode fast schwarz.

Bis zum Lernerfolg waren 150 Dressurversuche erforderlich. Transpositionstests ließen sich nicht durchführen.

C 48 K. Leichtere Zerstörung des T. opt. Subtectale Gebiete und Faserverlauf normal. Rechtes Epistriatum caudal abgetragen. Rechts $^1/_4$ und links etwa $^1/_3$ des Tectum sauber entfernt, ohne die Valvula oder den Boden zu beschädigen (Abb. 23).



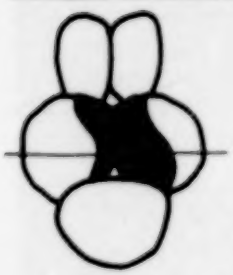


Abb. 22. Hirnschema und -querschnitt von C 4 (Gallocyanin)

Außer dem Versagen im postoperativen Gedächtnistest verhielt sich das Vt völlig normal. Lernerfolg im postoperativen Dressurversuch nach 210 Einzelversuchen. Danach 2 Transpositionstests mit Erfolg (vgl. Tabelle 6).

C 47 K. Mittelschwere Zerstörung des T. opt., besonders links (Abb. 24). Außer einer leichten Abflachung des linken Torus semicircularis keine Störungen im Subtectum. Linkes Epistriatum caudal abgetragen. Der linke Ventrikel ist mit lockerem, granulärem Gewebe ausgefüllt, das caudal in die Valvula übergeht. Vom Tractus bulbo-tectalis rectus an caudal ist das T. opt. beiderseits symmetrisch abgetragen; die Valvula überbrückt die Wunde.

Das Vt war extrem linksstet, verhielt sich aber sonst völlig normal. Der signifikante Lernerfolg wurde im postoperativen Dressurversuch schon nach 70 Einzelversuchen erreicht (vgl. S. 192!). Transpositionstests waren wegen der Linksstetigkeit unmöglich.

C 35 K. Sehr schwere Zerstörung des T. opt. Rechte Valvulahälfte fehlt. Im Vorderabschnitt ist das Tectum beiderseits völlig abgetragen; eine undifferenzierte Faser- und Gliamasse liegt an seiner Stelle. Im Mittelabschnitt ist links bis zu $^1/_3$ des T. opt. erhalten, rechts aber alles entfernt (Abb. 25). Die Tori semicirculares sind nicht affiziert.

Das Vt war langsam und extrem linksstet. Lernerfolg in der postoperativen Dressur trotz erheblicher Dressurhilfen (vgl. S. 191 f.) erst nach 333 Einzelversuchen.

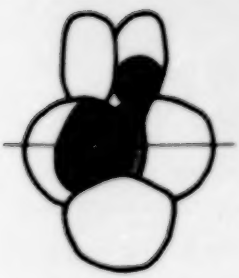


Abb. 23. Hirnschema und -querschnitt von C 48 K (Eisenhämatoxylin)

C 38 K. Schwere Zerstörung des T. opt.; vor allem rechts vorne (Abb. 10). Rechte Valvulahälfte rostral untypisch degeneriert. Im Vorderabschnitt strahlt das linke Subtectum-Gebiet über die stark verdickte Commissura posterior in den rechten Lobus opticus (Abb. 26). Untypische Faserverbindungen zwischen den Resten des linken Tectum und dem Subtectum. Faserwirbel beiderseits im Subtectum. Distales Ende des linken Daches rostral kolbig verdickt; geht caudal in eine ungeformte Valvulamasse über, die den exstirpierten dorsalen Mittelteil des Tectum überbrückt.

Das Vt war spastisch nach links gekrümmt, lag leicht linksschräg, hatte Linkstendenz und war stark sehgestört. Es war nach der Operation nicht mehr bis zum Lernerfolg dressierbar (vgl. S. 190 f.).

C37K. Sehr schwere Zerstörung des T. opt. (Abb. 27) mit Tectum-Degenerationen in den um die Wundränder gelegenen Gebieten. Linke Valvulahälfte stark reduziert. Das rechte T. opt. ist bis zum Mittelabschnitt völlig abgetragen. Darunter liegt lockeres, ungeordnetes Regenerat, das den Ventrikel ganz ausfüllt und sich weiter caudal zur rechten Valvulahälfte differenziert; diese schließt die tectale Läsion. Im Hinterabschnitt ist das linke Mittelhirndach total entfernt; auch die Valvula und der Torus semicircularis sind hier stärker affiziert. Einstrahlungen ungeordneter subtectaler Fasermassen in die Reste der Valvula beginnen linksseitig weiter vorne (rostral) als rechts.

Abb. 24. Hirnschema von C47K

Das Vt war rechtsstet und sehr stark sehgestört. In den ersten Tagen nach der Operation zeigte es sehr heftige Fluchtanfälle. Nach dem Eingriff war es nicht mehr bis zum Lernerfolg dressierbar (vgl. S. 190f.).

C41K. Sehr schwere Zerstörung des T. opt., besonders links vorne. Das rechte Tectum ist etwa zur Hälfte abgetragen, vorne und hinten etwas weniger. Vom linken Dach steht nur im Hinterabschnitt etwa ein Viertel (Abb. 28). Die

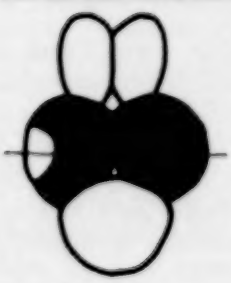


Abb. 25. Hirnschema und -querschnitt von C35K (Eisenhämatoxylin)

Fasern des linken Tectum und Subtectum ragen frei empor und bilden einen fransigen Rand. Die Valvula beginnt schon weit rostral, ist sehr groß und zeigt, wie auch die tectalen Wundränder, dorsal eine degenerative, faserige, fransige Struktur. Der Ventrikel ist mit lockerem Granulationsgewebe ausgefüllt.

Das Vt war extrem träge und apathisch. Später spontane Fluchtanfälle. Es ließ sich nach der Operation nicht mehr dressieren (vgl. S. 190).

Abb. 26. Hirnschema und -querschnitt von C38K (Eisenhämatoxylin)

Die Kombination der histologischen Befunde mit den Ergebnissen der Dressur- und Transpositionsversuche läßt zunächst einige Folgerungen allgemeinerer Art zu, die noch nicht das im nächsten Kapitel zu behandelnde Hauptproblem betreffen.

Abb. 27. Hirnschema von C37K

Abb. 28. Hirnschema von C41K

a) Die 3 Fische mit den geringsten tectalen Läsionen, C12, C28 und C30, liegen in den Dressuren und Transpositionen leistungsmäßig an der Spitze. Auch bei den 6 postoperativ dressierten Kontrollen war das am leichtesten geschädigte Tier, C48K, den anderen überlegen. Umgekehrt zeigt das Vt mit den schlechtesten Ergebnissen in den

Transpositionstests, C33, extensive Verletzungen des Tectum. Die 3 anderen in Transpositionen geprüften Vt, C25, C23 und C24, weisen Läsionen und Leistungen auf, die zwischen diesen Extremen liegen. Die Fähigkeit, visuelle Aufgaben zu erlernen und erlernte Musterdifferenzen in Abwandlungen wiederzuerkennen, ist mithin vom Tectum opticum abhängig.

b) Die Stimmung, die Reaktionsgeschwindigkeit und damit die Dressurwilligkeit der Vt scheinen im Zusammenhang mit dem Ausmaß der Läsion der Valvula cerebelli zu stehen. So ist z. B. die tectale Verletzung bei C4 nicht größer als etwa bei C30, und doch war C4, bei dem die Valvula total entfernt war, einer der für die Versuche am wenigsten geeigneten Fische (s. S. 219), während sich C30 völlig normal verhielt. Umgekehrt zeigte C33 trotz weitreichender Zerstörung des Tectum, jedoch ohne Verletzung der Valvula, keine Beeinflussung seines lebhaften Temperaments, während etwa C24 trotz viel geringerer tectaler Verletzung, aber mit deutlicher Valvula-Läsion, außerordentlich langsam reagierte.

c) Seitentendenzen können operativ bedingt sein. Bei C11, C35K und C37K waren dafür asymmetrische Sehkraftminderungen verantwortlich, die von einseitiger Abtragung des Tectum opticum herrührten. Bei C23 schien dagegen die konstante Rechtsstetigkeit durch das vollständige Fehlen der rechten Valvulahälfte bedingt zu sein und bei C47K die extreme Linksstetigkeit durch die stärkere Läsion der linken Mittelhirnseite einschließlich des Tegmentum.

d) Haltungsanomalien (Spasmen, Schräglage) waren in Übereinstimmung mit den oben (S. 180, 183) genannten Autoren nur nach einseitiger Verletzung des Mittelhirnbodens, speziell der Tori semicirculares, oder des Cerebellum nachweisbar (C2, C3, C10, C13, C14, C16, C19, C20, C22, C42K, C46K). Die von S. DIJKGRAAF (1949) angegebene Schräglage zur sehenden Seite bei einseitiger tectaler Blindheit scheint mit der motorischen Zwangshaltung nach einseitiger Tegmentum-Verletzung zu interferieren: C38K sah, gemäß der histologischen Hirnuntersuchung, rechts besser, hätte also nach rechts geneigt sein müssen; die einseitig gestörte Motorik erzwang jedoch Schräglage und Spasmus nach links.

F. Diskussion der Ergebnisse

Durch Exstirpation von Teilen des Tectum opticum bei Fischen und Korrelation der operationsbedingten zentralnervösen Leistungsausfälle mit dem Ausmaß und dem Ort der Läsion sollten in der vorliegenden Untersuchung die Lokalisationsversuche LASHLEYS nachgeprüft werden, die dieser an Ratten und Affen durchgeführt hatte, um

damit der Frage der Spezifität von assoziativen Verbindungen im Gehirn näherzukommen. Nach der bisher allgemein vorherrschenden Lokalisationslehre soll sowohl die Spezifität der Assoziationsprozesse als auch der Sinnesempfindungen durch spezielle Gehirnstrukturen bedingt sein. Wenn wir das alte Problem mit den Worten von E. H. Hess (1959) umschreiben, so kann von einer „Lokalisation der Funktionen in einer Hirnfläche im genauen Sinne" nur dann die Rede sein, wenn dies „Areal wesentlich für die Ausführung einer bestimmten Verhaltensweise ist", wenn also erworbene und durch Verletzung verlorengegangene Gewohnheiten nicht wieder gelernt werden können.

In meinen Exstirpations- und Dressurversuchen zeigte sich nun, daß überall dort, wo das postoperative Allgemeinverhalten der Vt eine Dressur zuließ, die präoperative oder eine neue Aufgabe erlernt werden konnte, und zwar in vielen Fällen bis zum signifikanten Lernerfolg. Ein durch eindeutige Tests (mit beidseitiger Beköderung) gesicherter Dressurerfolg war selbst bei dem sehr schwer geschädigten Fisch C11 (vgl. Abb. 18) möglich, bei dem das Tectum opticum sehr weitgehend abgetragen war und auch subtectale Gebiete starke Zerstörungen aufwiesen. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß auch die ähnlich lädierten Vt C37K und C38K (die wegen zu langsamer Lernfortschritte und aus Zeitmangel aufgegeben wurden) bis zum Lernerfolg hätten dressiert werden können. (Der nach der Operation völlig linksstete und sehr schwer hirnverletzte Fisch C35K — vgl. Abb. 25 — lernte nach 33 Tagen in 333 Versuchen schließlich auch das positive Zeichen zu wählen, allerdings wohl nur deshalb, weil es ihm ohne Seitenwechsel konstant rechts geboten wurde. Eine echte visuelle Dressur scheint hier nicht vorgelegen zu haben; vielmehr wird es sich um eine Ortsdressur oder um olfaktorische Orientierung gehandelt haben.)

Vor allem aber haben die Experimente mit Fischen, die ohne vorherige Dressur operiert wurden, klare Resultate ergeben. In vielen Fällen (C4, C5, C11, C12, C23, C24, C25, C27, C28, C30, C33) konnten diese Hirnoperierten erfolgreich dressiert und z. T. auch in Transpositionstests geprüft werden. Die Ergebnisse dieser Versuche deuten darauf hin, daß die hierbei ablaufenden Erregungsprozesse im Gehirn nicht im Sinne der oben gegebenen Definition „lokalisiert" sind. Sie vermögen vielmehr auch dann in geregelter Weise abzulaufen oder können nach operativer Auslöschung auch dann neu gebildet werden, wenn das nervöse Substrat, das ihnen normalerweise zugrunde liegt, entfernt worden ist. Daß das Tectum opticum dieses Substrat bei den Fischen darstellt, dürften meine entsprechenden „Lokalisations"-Versuche (Kap. C1) erneut eindeutig erwiesen haben.

Die Resultate sprechen nicht für eine Spezifität der cerebralen Neurotextur im Bereich des Mittelhirns der Fische. Für assoziative

Lernvorgänge scheint vielmehr auch bei dieser Tiergruppe wesentlich nur das Vorhandensein von geeigneten Faserverbindungen und weniger die Gestalt der Bahnen von Bedeutung zu sein, wie dies auch den von B. REXSCH (1952) diskutierten Vorstellungen einer „Faserbahnung" entspricht. Selbst nach extensiver Zerstörung des Mittelhirndaches (z. B. C11, C33) ist Neubildung der ausgelöschten Engramme möglich. [Bei den schweren Verletzungen ist zu beachten, daß sie einen bedeutenden, ja in einigen Fällen (C11, C35K, C36K, C37K) fast totalen Ausfall der sensorischen Zentren bewirken; starke Sehkraftminderung.]

Von deutlichem Einfluß auf die Lerngeschwindigkeit sind in meinen Experimenten die operationsbedingten Störungen im Allgemeinverhalten der Vt — in ihrer Stimmung, ihrer Reaktionsgeschwindigkeit und „Reaktionswilligkeit", ihrer Neigung zu Neurosen (vgl. S. 194) und ihrer Seitentendenz. Auf die wesentliche Rolle, die offenbar die Valvula dabei spielt, vor allem hinsichtlich der Geschwindigkeit bzw. Trägheit der Vt, habe ich oben bereits hingewiesen. Der Einfluß dieser Faktoren konnte so stark sein, daß manche Fische, die auf Grund ihrer tectalen Verletzungen sicherlich dressurfähig gewesen wären, für die Lernversuche und besonders die Transpositionen nicht zu verwenden waren (C1, C6, C8, C9, C26, C29, C31, C32, vgl. S. 183). Ein Leistungsvergleich der Operierten untereinander und mit den Kontrollfischen ist dadurch in einigen Fällen (z. B. bei C4, C5, C23, C24) wesentlich erschwert; denn die Lerngeschwindigkeit, die in unseren Versuchen — neben dem Transpositionsvermögen — ein Maß für die assoziative Leistungsfähigkeit eines experimentell veränderten Gehirns darstellt, wird in diesen Fällen von einem Faktorenkomplex mitgesteuert, der vor allem emotionale, aber keine assoziativen Komponenten enthält. Die oben (S. 190, 214f.) durchgeführten Korrekturen der Lerngeschwindigkeitsreihen sind daher berechtigt und notwendig, um zu einer realen Beurteilung des Lernvermögens der Vt zu gelangen. Die festgestellten Leistungsunterschiede zwischen Operierten und Kontrollfischen — die um rund ein Drittel längere durchschnittliche Lernzeit der Operierten gegenüber den Kontrollen (S. 194) — und die aufgefundene Parallelität zwischen Leistung und Läsion (S. 190, 208) werden hierdurch nicht entwertet.

Bei der Vielzahl der operierten Fische und der relativen Grobheit des operativen Eingriffes war es nicht zu umgehen, daß jede Hirnoperation von der anderen verschieden war, sowohl hinsichtlich der Ausdehnung als auch der Lage der Verletzungsorte auf den Lobi optici. Zwar betreffen die von mir gesetzten Läsionen meist die Region um die dorsale Medianfurche, doch greifen sie bei einigen Fischen auch auf die

lateralen Bezirke über. Wenn nun gerade diese letzteren Vt die schwersten Störungen aufwiesen und bei ihnen die Neudressur am langwierigsten war, so ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß dies im Ausmaß der Läsion begründet liegt, als in deren Ort. Insgesamt sprechen alle Beobachtungen über die Korrelation von Läsion und Leistung (vgl. S. 211ff.) eher für die Massenregel LASHLEYs (1926, 1931, 1950) als für die Lokalisationslehre.

Zusammenfassung

1. Es wurden partielle Tectum-opticum-Exstirpationen bei *Carassius* (*gibelio*?) durchgeführt und in anschließenden Dressurversuchen mit Raster- und Punktmustern das Lernvermögen sowie in Transpositionstests die Fähigkeit geprüft, Erlerntes in Abwandlungen wiederzuerkennen.

2. Die Rolle des Tectum opticum als Zentrum für höhere Assoziationsleistungen (Lernvorgänge und Transpositionen) konnte bestätigt werden: die erlernten Reaktionen auf optische Muster überdauern Mittelhirnoperationen verschiedenen Ausmaßes nicht.

3. Nach beidseitiger Exstirpation von 20—75% des Tectum opticum und nach Ausheilung der Operationswunden unter teilweiser Regeneration von Faserzügen, die meist unnormal, in manchen Fällen auch wirr verlaufen, vermögen Karauschen optische Muster neu zu erlernen und das Erlernte z. T. in weitgehenden Abwandlungen wiederzuerkennen.

4. Operierte Vt benötigen im Durchschnitt 36% mehr Dressurversuche bis zum statistisch gesicherten Lernerfolg als normale Kontrolltiere. Bei einigen Fischen sind an dieser Lernzeitverlängerung wahrscheinlich Valvula-Läsionen mitbeteiligt.

5. In den Punktmuster-Transpositionen sind die Operierten den Kontrollfischen unterlegen. In den Raster-Transpositionen ist er aber umgekehrt (vgl. dazu Nr. 12, unten, und Kapitel D 1).

6. Die postoperativ feststellbaren zentralnervösen Leistungsausfälle laufen dem Ausmaß der Läsion parallel.

7. Die Befunde bestätigen die Massenregel LASHLEYs und sprechen gegen eine strenge Lokalisation der Assoziationsvorgänge.

8. Valvula-Läsionen sind mit allgemeinen Retardationserscheinungen im Verhalten korreliert.

9. Extreme Seitenstetigkeit kann durch einseitige Läsion des Tectum oder des Tegmentum sowie Sehkraftminderung verursacht sein.

10. Wundheilungs- und Regenerationsprozesse im Gehirn von *Carassius* sind nach etwa 4 Wochen größtenteils abgeschlossen.

11. Die Regenerationsvorgänge vollziehen sich vielfach inadäquat. In Regenerate eingewachsene Fasern verlaufen oft unnormal oder auch völlig wirr. Eine Vermehrung der Neuronen konnte nicht festgestellt werden.

12. Das Problem relativen und absoluten Lernens bei Rasterbreiten-Transpositionen wird unter dem Gesichtspunkt höherer oder niedrigerer cerebraler Leistungsfähigkeit diskutiert.

Literatur

Akert, K.: Demonstration über die Tectalfunktion beim Raubfisch. Helv. physiol. pharmacol. Acta **5**, C27 (1947). — Altevogt, R.: Vergleichend-psychologische Untersuchungen an Hühnerrassen stark unterschiedlicher Körpergröße. Z. Tierpsychol. **8**, 75—109 (1951). — Babák, E.: Bemerkungen über die „Hypnose", den „Immobilisations"- oder „Sich-Totstellen"-Reflex, den Shock und den Schlaf der Fische. Pflügers Arch. ges. Physiol. **166**, 203—211 (1917). — Becher, S.: Untersuchungen über Echtfärbung der Zellkerne mit künstlichen Beizenfarbstoffen. Berlin 1921. — Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 3: Nervensystem, Haut und Sinnesorgane. München u. Berlin 1954. — Berndt, W.: Wildform und Zierrassen bei der Karausche. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **45**, 841—972 (1928). — Bierens de Haan, J. A.: Über Wahl nach relativen und absoluten Merkmalen. (Versuche an Affen und Bienen.) Z. vergl. Physiol. **7**, 462—487 (1928). — Brown, M. E.: The Physiology of Fishes. 2. New York 1957. — Brunner, G.: Über die Sehschärfe der Elritze *(Phoxinus laevis)* bei verschiedenen Helligkeiten. Z. vergl. Physiol. **21**, 296—316 (1935). — Bütschli, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Berlin 1921. — Cate, J. Ten: Physiologie des Zentralnervensystems der Fische. Ergebn. Biol. **11**, 335—409 (1935). — Chauchard, A. et B.: Recherches sur les localisations cérébrales chez les poissons. C. R. Acad. Sci. (Paris) **184**, 696—698 (1927). — Le sommeil par compression du cerveau chez les poissons. C. R. Acad. Sci. (Paris) **190**, 1520—1522 (1930). — Dijkgraaf, S.: Lokalisationsversuche am Fischgehirn. Experientia (Basel) **5**, 44—45 (1949). — Fisher, P.: Untersuchungen über das Formensehen der Elritze. Z. Tierpsychol. **4**, 219—233 (1940/41). — Frisch, K. v.: Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. Naturwiss. **29**, 321—333 (1941). — Frisch, K.v ., u. H. Stetter: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinns bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 686—801 (1932). — Geiger, W.: Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. Acta anat. (Basel) **26**, 121—163 (1956). — Goldstein, K.: Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische. Arch. mikr. Anat. **66**, 135—219 (1905). — Hager, H. J.: Untersuchungen über das optische Differenzierungsvermögen der Fische. Z. vergl. Physiol. **26**, 282—302 (1939). — Haller von Hallerstein, V.: Äußere Gliederung des Zentralnervensystems. In Bolk-Göppert-Kallius-Luboschs Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 2, 1. Hälfte, S. 1—318. Berlin 1934. — Herter, K.: Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **10**, 688—711 (1929). — Weitere Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **11**, 730—748 (1930). — Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin 1953. — Hess, E. H.: Lernen und Engramm. In Kükenthal-Krumbachs Handbuch der Zoologie, Bd. 8, Teil 10, Nr 4, S. 1—16. Berlin 1959. — Hosch, L.: Untersuchungen über die

Großhirnfunktionen der Elritze *(Phoxinus laevis)* und des Gründlings *(Gobio fluviatilis)* Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **57**, 57—98 (1936/37). — Köhler, W.: Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa: IV. Nachweis einfacher Strukturfunktionen beim Schimpansen und beim Haushuhn. Abh. preuß. Akad. Wiss., physik.-math. Kl., Berlin 1—101 (1918). — Koller, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt 1953. — Konishi, J.: Electrical response of visual center to photic stimulation in light-adapted fish *Carassius auratus* (L.). Zool. Mag. (Tokyo) **66**, 428—434 (1957). — Koppanyi, T.: Regeneration in the central nervous system of fishes. In W. F. Windle (Ed.), Regeneration in the central nervous system, p. 3—19. Springfield 1955. — Krause, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. IV. Teleostier, Plagiostomen, Zyklostomen und Leptokardier. Berlin u. Leipzig 1923. — Kuhlenbeck, H.: Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Jena 1927. — Lashley, K. S.: Studies of cerebral function in learning. IV. Vicarious function after destruction of the visual areas. Amer. J. Physiol. **59**, 44—71 (1922). — V. The retention of motor habits after destruction of the so-called motor areas in primates. Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago) **12**, 249—276 (1924). — VII. The relation between cerebral mass, learning, and retention. J. comp. Neurol. **41**, 1—58 (1926). — Brain mechanism and intelligence. Chicago 1929. — Mass action in cerebral function. Science **73**, 245—254 (1931). — Learning. III. Nervous mechanisms in learning. In C. A. Murchison (Ed.), A Handbook of Gen. Exper. Psychol., p. 456—496, Oxford 1934. — The mechanism of vision. XVIII. Effects of destroying the visual „associative" areas of the monkey. Gen. Psychol. Monogr. **37**, 107—166 (1948). — In search of the engram. Symp. Soc. exp. Biol. No 4, 454—482 (1950). — McNamara, H. J., and E. L. Wike: The effects of irregular learning conditions upon the rate and permanence of learning. J. comp. physiol. Psychol. **51**, 363—366 (1958). — Meesters, A.: Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. Z. Tierpsychol. **4**, 84—149 (1940/41). — Menkhaus, I.: Versuche über einäugiges Lernen und Transponieren beim Haushuhn. Z. Tierpsychol. **14**, 210—230 (1957). — Polimanti, O.: Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci. III. Teleostei. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **32**, 367—584 (1912). — Reisinger, L.: Die zentrale Lokalisation des Gleichgewichtssinnes der Fische. Biol. Zbl. **35**, 472—475 (1915). — Beitrag zur Physiologie des Kleinhirns der Teleostier. Naturwiss. Wschr., N. F. **18**, 145—149 (1919). — Noch einmal das Kleinhirn der Fische. Biol. Zbl. **46**, 436—440 (1926). — Rensch, B.: Psychische Komponenten der Sinnesorgane. Stuttgart 1952. — Ricci, L.: Ricerche comparative sulle meningi encefaliche di alcuni teleostei e anfibi. Arch. ital. Anat. Embriol. **59**, 395—430 (1954). — Rossmann, A.: Über das „Zähl"-Vermögen der Fische. Z. Tierpsychol. **16**, 1—18 (1959). — Rudel, R. G.: Transposition of response to size in children. J. comp. physiol. Psychol. **51**, 386—390 (1958). — Sanders, F. K.: Second-order olfactory and visual learning in the optic tectum of goldfish. J. exp. Biol. **17**, 416—434 (1940). — Sauter, V.: Regeneration und Transplantation bei erwachsenen Fischen. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **132**, 1—41 (1935). — Sears, R. R.: Effect of optic lobe ablation on the visuomotor behavior of goldfish. J. comp. Psychol. **17**, 233—265 (1934). — Sibbing, W.: Postnatale Regeneration der verschiedenen Hirnabschnitte bei Urodelen. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **146**, 433—486 (1952/54). — Spemann, H.: Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verh. dtsch. zool. Ges. **16**, 195—202 (1906). — Schaller, A.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. Z. vergl. Physiol. **4**, 370—464 (1926). — Schindler, O.: Unsere Süßwasserfische. Stuttgart 1953. — Schulte, A.: Transfer- und

Transpositionsversuche mit monokular dressierten Fischen. Z. vergl. Physiol. **39**, 432—476 (1957). — Schutz, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktionen bei Fischen und deren Verbreitung. Z. vergl. Physiol. **38**, 84—135 (1956). — Steiner, I.: Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Die Fische. Braunschweig 1888. — Steiniger, F.: Die Biologie der sog. „tierischen Hypnose". Ergebn. Biol. **13**, 348—451 (1936). — Thorpe, W. H.: Learning and instinct in animals. London 1956. — Tuge, H.: Studies on cerebellar function in the teleost. I. Reactions resulting from cerebellar ablation. J. comp. Neurol. **60**, 201—224 (1934). — Wiemer, F.-K.: Mittelhirnfunktion bei Urodelen nach Regeneration und Transplantation. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **147**, 560—633 (1954/55). — Wunder, W.: Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Stuttgart 1936.

Dr. Dieter Botsch,
Münster i. Westf., Zoologisches Institut der Universität, Badestr. 9

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Transpositionsversuche mit monokular dressierten Fischen. Z. vergl. Physiol. **39**, 432—476 (1957). — Schutz, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktionen bei Fischen und deren Verbreitung. Z. vergl. Physiol. **38**, 84—135 (1956). — Steiner, I.: Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Die Fische. Braunschweig 1888. — Steiniger, F.: Die Biologie der sog. „tierischen Hypnose". Ergebn. Biol. **13**, 348—451 (1936). — Thorpe, W. H.: Learning and instinct in animals. London 1956. — Tuge, H.: Studies on cerebellar function in the teleost. I. Reactions resulting from cerebellar ablation. J. comp. Neurol. **60**, 201—224 (1934). — Wiemer, F.-K.: Mittelhirnfunktion bei Urodelen nach Regeneration und Transplantation. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **147**, 560—633 (1954/55). — Wunder, W.: Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Stuttgart 1936.

Dr. Dieter Botsch,
Münster i. Westf., Zoologisches Institut der Universität, Badestr. 9

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Dynamik des Eiweisses

10. Colloquium der Gesellschaft für Physiologische Chemie am 9.—12. April 1959 in Mosbach/Baden

Mit 64 Textabbildungen. VI, 200 Seiten 8°. 1960.

(1 Beitrag in französischer, 6 Beiträge in deutscher Sprache)

Steif geheftet DM 29,80

INHALTSÜBERSICHT

Die Größe des Umsatzes von Organ- und Plasmaeiweiß. Von W. Maurer, Köln-Lindenthal · Biosynthese der Proteine und ihr enzymatischer Aspekt. Von V. V. Koningsberger, Utrecht/Holland · Bemerkungen über die physiologischen Voraussetzungen der Eiweißsynthese in isolierten Blättern. Von K. Mothes, Halle/Saale · Untersuchungen über die Rolle der Acceptor-RNS für Aminosäuren bei der Proteinsynthese von Escherichia coli. Von F. Gros, Paris/Frankreich · Proteinsynthese in Lebermikrosomen. Von P. W. Jungblut, Würzburg, und F. Turba, Würzburg · Information, induction, répression dans la biosynthèse d'un enzyme. Par J. Monod, Paris/France · Bildung der Antikörper. Von H. E. Schultze, Marburg/Lahn.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany